



**Helena Isabel Cabaça
Raposeira**

**Variação altitudinal dos cantos da Laverca (*Alauda
arvensis*)**



**Helena Isabel Cabaça
Raposeira**

Variação altitudinal dos cantos da Laverca (*Alauda arvensis*)

Dissertação apresentada à Universidade de Aveiro para cumprimento dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Biologia Aplicada, ramo Ecologia, Biodiversidade e Gestão de Ecossistemas, realizada sob a orientação científica do Doutor António Luís, Professor auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro e do Doutor Paulo Gama Mota, Professor Associado da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra.

... à minha família e ao Pedro

o júri

Prof.^a Doutora Maria Adelaide de Pinho Almeida
professora auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

Prof. Doutor João Eduardo Morais Gomes Rabaça
professor auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Évora

Prof. Doutor António Manuel da Silva Luís
professor auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

Prof. Doutor Paulo Gama Mota
Professor associado da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra

agradecimentos

Venho por estas palavras apresentar os meus mais sinceros agradecimentos a todos, os que de alguma forma me ajudaram a realizar este trabalho:

ao Pedro, meu companheiro de luta que, mais uma vez, foi responsável por esta etapa ter sido concretizada, oferecendo-me, em todos os momentos que precisei, apoio, conselhos, paciência, força e suor;

à minha família, pelo apoio incondicional que me deu. Pai e Mãe, não tenho palavras para vos agradecer.

ao José Conde e ao Filipe Martins, por terem sido incassáveis no apoio a este trabalho, por me darem a conhecer a serra da Estrela e por me transmitirem a paixão que ambos têm por ela. Pelas horas de campo, pela ajuda nas questões florísticas e de discussões teóricas, que me fizeram chegar até aqui. Ao Zé por ter conseguido com a Rosário o apoio do CISE a este projecto;

ao CISE, que como instituição me recebeu de braços abertos, assim como a todos os seus colaboradores - à Ana, ao Alexandre, ao Vitor, à Susana, ao Armando e a todos os outros - e que me disponibilizou o microfone e o gravador, que foram fundamentais para a realização deste projecto e também o ArcGis, bibliografia, ajuda no transporte e bons momentos...;

ao Pedro Santos e à NOCTULA pela compreensão e apoio incondicional, que ajudaram a levar esta longa maratona até ao fim, não deixando de frizar o empréstimo fundamental da carrinha todo-o-terreno, estação meteorológica e GPS;

à Ana Cantarinha por me ter ajudado a resolver as minhas dúvidas estatísticas;

à Sra Bia que na fase final deste trabalho me deu o apoio que eu tanto precisei para conseguir levar esta tarefa até ao fim;

ao Prof. Paulo Gama pelas importantes orientações que me deu ao longo da dissertação, à Teresa Mamede pelas boas dicas que deu na utilização do programa de bioacustica e ao Prof. António Luis por me ter sugerido o Prof. Paulo Gama como co-orientador;

à Elodie Briefer pela celeridade no esclarecimento de dúvidas e pela bibliografia que cedeu;

ao Pedro Marques por me ter cedido gentilmente a fotografia da Laverca;

a todos os que de alguma forma colaboraram neste projecto sem os quais não poderia ter realizado este estudo.

Obrigada.

palavras-chave

Alauda arvensis; Canto das aves; Ecossistema de montanha; Gradiente altitudinal

resumo

Os gradientes ecológicos constituem uma oportunidade para se estudar o contributo das pressões selectivas na variação de sinais reprodutivos dos seres vivos. Como objectivo, este trabalho estuda a influência de aspectos físicos e ecológicos nas características temporais e de frequência dos cantos produzidos pela Laverca (*Alauda arvensis*), ao longo dum gradiente altitudinal que se estabelece na serra da Estrela. Foram mapeados os territórios dos machos de Laverca, através do Método-dos-Mapas, em três locais de amostragem coincidentes aos limites inferior, intermédio e superior da distribuição altitudinal das Lavercas durante o período reprodutor (entre os 1000 e os 1993 metros de altitude). Depois de devidamente individualizados, foi efectuada a gravação acústica espontânea de pelo menos 30 minutos de gravação de cada um de 8 machos de cada estação. Depois de analisadas as características temporais e de frequência dos cantos, foi estudado o efeito dos gradientes altitudinais abióticos, incluindo a altitude, e dos habitats, para além da perturbação e potenciais competidores.

Os resultados revelaram independência das características dos cantos em função da altitude e dos gradientes altitudinais, incluindo o ruído ambiente associado à velocidade do vento. Apenas o número de vizinhos a cantar simultaneamente parece influenciar positivamente as componentes temporais, principalmente o número e o intervalo entre sílabas.

O facto de não se terem descortinado diferenças significativas nas características dos cantos dos machos dos diferentes patamares, poderá indicar que todos pertencem à mesma subpopulação, adaptada através da selecção natural a prosperar nas condições ambientais específicas do global da área de estudo. Nesta linha, a população em estudo apresenta frequências expressivamente mais baixas do que o descrito para a espécie.

Por outro lado pode-se concluir que os gradientes ambientais que se estabelecem ao longo da altitude na área de estudo, não representam pressões selectivas intraespecíficas suficientemente fortes, que pudessem influenciar a selecção sexual das fêmeas de forma a permitir separar grupos dentro da população. Este facto poderá explicar a homogeneização das características dos cantos das Lavercas, independentemente do patamar altitudinal em que nidificam.

Neste sentido, os resultados deste trabalho poderão indiciar que a altitude das montanhas de pequena e média dimensão da Península Ibérica não é suficientemente elevada para que se estabeleçam, na actualidade, barreiras selectivas, que levem ao aumento da variabilidade intraespecífica dentro das suas populações, especulativamente associado às diferenças ambientais, delas características.

keywords

Alauda arvensis; Bird song; Mountain ecosystem; Elevational gradient altitudinal

abstract

The ecological gradients provide an opportunity to study the contribution of selective pressures on reproductive variation of signs of living things. As an objective, we have studied the influence of physic and ecologic aspects in the temporal and frequency characteristics of the songs produced by the skylark (*Alauda arvensis*), along an elevational gradient that is established in the serra da Estrela. We mapped the territories of male skylark, through the method-of-maps in three sampling sites matching the lower bounds, intermediate and upper altitudinal distribution of skylark during the reproductive period (between 1000 and 1993 meters of elevation) . After appropriate individualized, we made a spontaneously acoustic recording at least 30 minutes from each of eight males from each station. After analyzing the temporal characteristics and frequency of the corners, we studied the effect of abiotic elevational gradients, including elevation. Other parameters analyzed were the habitats, disturbance and potential competitors.

The results show independence of the characteristics of the songs with altitude and elevational gradients, including ambient noise associated with wind speed. Only the number of neighbors to sing at the same time seems to positively influence the temporal components, especially the number and the interval between syllables.

The fact that we have not found significant differences in the characteristics of singing males in different levels, may indicate that all belong to the same subpopulation, adapted by natural selection to thrive in the global environmental conditions of the study area. In this vein, the study population has significantly lower frequencies than that described for the species. On the other hand it can be concluded that the environmental gradients that are established along the altitude in the study area do not represent a selective intraspecific pressures strong enough that could influence sexual selection in females to enable separate groups within the population. This may explain the homogeneity of the characteristics of the songs of the skylark, regardless of altitudinal level in nesting.

In this sense, the present results may indicate that the altitude of the mountains of small and medium-sized Iberian Peninsula is not high enough to establish that, at present, selective barriers, leading to increased intraspecific variability within populations, possibly associated with environmental differences, these characteristics.

Índice

Agradecimentos.....	5
Resumo	6
I. INTRODUÇÃO	9
1. A importância do canto para as aves	9
2. A espécie Laverca, <i>Alauda arvensis</i>	11
2.1.Distribuição mundial, populações e habitats	11
2.2.Distribuição e selecção de habitats em Portugal	13
2.3.Caracterização da população de Lavercas na serra da Estrela	13
2.4.O canto da Laverca	15
2.5.O canto em voo	19
2.6.Canto no solo	20
2.7.Duração e período do canto.....	21
2.8.Funções do canto da Laverca	23
2.9.Influência do meio no canto das Lavercas	24
3.Influência da altitude no canto das aves	26
II. OBJECTIVOS	29
III. MÉTODOS	31
1. Área de estudo	31
2. Recolha de dados.....	32
2.1.Marcação de territórios	32
2.2.Caracterização dos territórios	33
2.3.Registo dos sinais acústicos.....	33
3. Análise de dados.....	34
3.1. Análise dos sons	34
3.2. Análise estatística	35
IV. RESULTADOS	39
1.Localização e densidade de territórios.....	39
2. Análise acústica	44
2.1. Descrição geral dos cantos dos indivíduos em estudo.....	44
2.2. Componentes temporais dos cantos.....	47
2.3. Componentes de frequência dos cantos.....	53
V. DISCUSSÃO	61
VI. CONCLUSÃO	65
VII. BILIOGRAFIA	67
VIII. ANEXOS	75
Anexo 1. Exemplo duma representação gráfica dos sinais acústicos	75
Anexo 2. Apresentação dos valores médios das características dos cantos	77
Anexo 3. <i>Outputs</i> do <i>software</i> estatístico	81

I. INTRODUÇÃO

1. A importância do canto para as aves

A comunicação nos animais pode ser definida, em termos gerais, como o processo através do qual os indivíduos utilizam sinais especialmente concebidos para modificar o comportamento de outros (Krebs & Davies, 1993). Existem na natureza várias formas de comunicar, desde sinais químicos, passando pelos sinais ópticos até acústicos, normalmente muito complexos, utilizados por vertebrados. Entre os sistemas vocais de comunicação mais sofisticados, descritos actualmente, estão os utilizados pelas aves (Hailman & Ficken, 1996).

As aves são exímias comunicadoras e podem adquirir informação das vocalizações dos indivíduos que as rodeiam através de várias opções, podendo simplesmente ouvi-las, ou interagindo directamente com esses indivíduos. Vários são os aspectos das vocalizações das aves que têm suscitado interesse da comunidade científica, principalmente os que de algum modo dizem respeito à sua organização social, como por exemplo a interacção temporal entre as vocalizações dos participantes nestas interacções (e.g. Dabelsteen *et al.*, 1997; Naguib, 1999).

As aves têm demonstrado capacidades notáveis para reconhecer e discriminar entre conspecíficos e múltiplos níveis de organização social (Bee *et al.*, 2001). Deste modo, uma importante componente dos sistemas de reconhecimento está intimamente relacionada com as propriedades através das quais os animais podem ser identificados como pertencentes a um ou outro grupo de conspecíficos. De uma perspectiva comunicativa, um receptor pode utilizar sinais para classificar os emissores como membros de um ou outro grupo desde que esses sinais se distingam de algum modo entre os grupos a serem reconhecidos (Beecher, 1991). Nesta linha de investigação vários estudos se têm debruçado sobre os sistemas de reconhecimento baseado nos sons, como por exemplo o reconhecimento de vizinhos em espécies territoriais.

A discriminação vizinho/estranho pelos animais encontra-se já bem documentada em várias espécies de passeriformes (Brindley, 1991; Stoddard, 1996; Briefer *et al.*, 2008a, Briefer *et al.*, 2008b). Adicionalmente alguns estudos demonstraram a existência de reconhecimento individual em muitas espécies de passeriformes (Ratcliffe & Otter, 1996). Deste modo, as vocalizações das aves têm, de uma forma geral, a potencialidade de reflectir diferenças individuais com base nas diferenças no desenvolvimento comportamental e de maturação a que cada

indivíduo está sujeito, mesmo em espécies em que não existe aprendizagem dos sons (McGregor, 1997). Deste modo as diferenças envolvidas na emissão dos sons, desde a musculatura envolvida na sua produção até aos centros nervosos cerebrais (Catchpole & Slater, 2008), deverão estar sujeitas e relacionadas a limitações fisiológicas e morfológicas individuais (Lambrechts, 1996).

Por outro lado a distinção individual das vocalizações potencia a sua utilização como método de identificação individual de aves por parte dos investigadores, o que lhe atribui uma grande potencialidade como método de censo e de monitorização de espécies, o que lhe atribui um elevado interesse conservacionista (Gilbert & McGregor, 1994).

O canto das aves serve para vários propósitos, embora interagindo entre si: é um mecanismo que os machos utilizam para atrair e manter uma parceira reprodutora e atrair outras fêmeas de forma a reduzir as hipóteses de serem trocados por outros machos e é também um mecanismo de alerta das outras aves, como uma evidência de territorialidade, de forma de defenderem uma parcela de território para reprodução, evitando comportamentos antagonísticos que pudessem por em causa a integridade física e a sobrevivência dos indivíduos. Por outro lado, o canto também pode actuar, nalguns casos, como um sinal para dissuasão de potenciais predadores. Como tal, o canto das aves terá, segundo vários autores, evoluído através da selecção sexual, intra-sexual e inter-sexual (Darwin 1871, Andersson 1994). Deste modo, e se for aceite este pressuposto, o canto dos machos deverá ser afectado pela selecção, da mesma forma como se sucede com os caracteres morfológicos, devendo a sua elaboração progredir, até que seja contrariada por pressões selectivas opostas ou até atingir um limite definido pela qualidade fenotípica do macho (Møller, 1991).

A evolução dos caracteres sexuais secundários tem sido explicada fundamentalmente por três modelos que envolvem o processo de escolha de machos pelas fêmeas: o modelo dos caracteres arbitrários, o enviesamento sensorial e o modelo dos "bons genes" (Krebs & Davies, 1993; Anderson, 1994; Ryan, 1997). Este último, sugere que a variação do canto entre machos, reflecte a sua qualidade ou a do seu território, e as fêmeas aumentam a sua fitness, directamente, escolhendo um macho. De facto, o deslocamento de recursos para o desenvolvimento de caracter/sinal reduz potencialmente os recursos disponíveis para o crescimento, manutenção e reprodução. Assim sendo, se os cantos forem caracteres fenotipicamente plásticos e se os custos associados às sua produção variarem diferentemente (para machos diferentes com diferentes características), vocalizar deverá reflectir as diferenças entre os machos para suportar esses custos,

sendo potencialmente proporcional às suas qualidades úteis na sobrevivência, defesa de recursos e sucesso reprodutor (Nur & Hasson, 1984 in Reid, 1987). Por seu lado, estas características serão reflexo da qualidade dos genes do macho que poderão transmitir aos seus descendentes. Vários estudos de bioacústica em aves têm demonstrado que vários aspectos das vocalizações, tais como a taxa de emissão ou características estruturais (frequência, duração, existência de certos tipos de sílabas), podem de facto reflectir características individuais ou dos territórios, bem como o seu sucesso em interacções antagonísticas com outros machos ou na atracção de fêmeas, factos que corroboram com a teoria dos “bons genes”, baseada na transmissão honesta de informação por parte dos machos.

O reconhecimento do valor indicador das várias características do canto é largamente inferencial, faltando ainda testes empíricos para a maioria das características que são potenciais sinais de qualidade (Gil & Gahr, 2002) para além de existir um défice de conhecimento do efeito do meio nas características dos cantos ao nível da sua complexidade e não apenas do comportamento de canto em si, por exemplo no que diz respeito a aspectos da fonologia e sintaxe das canções.

2. A espécie Laverca, *Alauda arvensis*

2.1 Distribuição mundial, populações e habitats

Os Alaudideos pertencem a uma família de passeriformes que se distribui um pouco por todo o globo, desde a da tundra do Ártico até à Savana Sul-Africana, passando pelas pradarias Norte-Américas até ao deserto australiano. Ainda assim, a diversidade de espécies de Alaudideos é maior em duas zonas restritas, de características áridas e semiáridas de África.

A Laverca (*Alauda arvensis*) é o Alaudídeo mais abundante da Europa e Ásia central (Hagemeijer & Blair, 1997), estando apenas ausente, durante a época de reprodução, na Islândia. Esta espécie apresenta na Europa cerca de 28 – 35 milhões de territórios (excluindo a Rússia), dos quais 40% se encontram na Alemanha e Polónia (Hagemeijer & Blair, 1997) sendo, provavelmente, a segunda espécie mais abundante do mundo (Gibbons *et al.*, 1993). Contudo, nas últimas décadas as suas populações sofreram decréscimos acentuados em todos os países do Centro e Oeste da Europa (Weibel, 1999; Harris, *et al.*, 2007).

A Laverca pode ser encontrada numa grande variedade de habitats, exceptuando as zonas florestais e as zonas húmidas (Donald, 2004), mas apesar disso, a densidade de territórios é geralmente mais baixa em terrenos agrícolas (especialmente em pastagens de baixa altitude) do que em habitats semi-naturais,

como os paus costeiros, charnecas e prados de montanha. Os terrenos em pousio são o único habitat agrícola capaz de suportar densidades de territórios comparáveis aos habitats naturais (Donald, 2004).

Ainda assim, os habitats que albergam as maiores densidades desta espécie, não são necessariamente aqueles que suportam o maior número de casais, devido ao facto de alguns habitats serem muito mais extensos que outros (Donald, 2004; Dillon *et al.*, 2009). Deste modo, a maioria das aves são encontradas em habitats agrícolas, pouco adequados, que suportam densidades populacionais relativamente baixas (Herzon, 2007). Este facto origina um paradoxo interessante, uma vez que a maioria das aves ocorre em habitats que não parecem ser os mais propícios, pelo que, na Europa, o habitat mais importante para a Laverca é, sem dúvida, e tendo em conta as abundâncias anuais, as zonas agrícolas, não porque apresente densidades elevadas destas aves, mas porque cobre uma vasta área (Browne *et al.*, 2000; Dillon *et al.*, 2009).

Muitos estudos recentes mostram claramente que as Lavercas não usam diferentes tipos de habitats agrícolas da mesma forma. As terras cultivadas são, claramente, preferidas em relação às pastagens (Chamberlain & Gregory, 1999), e determinadas culturas de sequeiro atraem maior número de indivíduos do que outras.

A agricultura cerealífera mostra-se como um habitat extremamente importante, como no caso britânico, onde as culturas de trigo e cevada mantêm cerca de 40% da população de Lavercas (Chamberlain & Gregory, 1999; Robinson *et al.*, 2001). As pastagens de baixa altitude, por seu lado, sobretudo as que estão sujeitas a intenso pastoreio, detêm das mais reduzidas densidades desta espécie, no entanto, algumas pastagens, especialmente aquelas que não são geridas de forma extensiva, podem conter uma grande densidade de indivíduos.

Nas terras altas, as Lavercas apresentam uma densidade mais elevada em prados de gramíneas de altitude do que em charnecas de urze (Chamberlain, 2001; Meireles, 2006). Na verdade, os prados de montanha detêm das maiores densidades desta espécie (Chamberlain & Gregory, 1999). Nestes habitats, o nível de pastoreio é um factor determinante, que influencia as suas densidades, uma vez que em charnecas e prados com algum pastoreio, a densidade é superior à das zonas sem pastoreio, pois o pastoreio contribui para manter estes habitats abertos e com vegetação esparsa (Pearce-Higgins & Grant, 2002).

Este facto aponta para a probabilidade do habitat em si, em termos de espécies de plantas presentes, ser de importância secundária em comparação com a estrutura da vegetação. As Laverças ocorrem em baixas densidades em habitats que apresentam uma vegetação demasiado rasteira, por não lhes conferir uma protecção suficiente que lhes permita esconder o ninho, mimetizarem-se e esconderem-se dos predadores. No entanto, esta espécie também evita habitats onde a vegetação seja muito alta e/ou densa, por lhe dificultar a deslocação, a vigilância contra os predadores e a busca de alimento (Donald, 2004).

Nos campos cerealíferos intensivos, a abundância de Laverças pode variar muito em resposta à altura da vegetação, mas em geral os valores são reduzidos, principalmente na fase final de maturação das plantas. Isto deve-se ao facto das plantas aqui cultivadas (por exemplo: o trigo) formarem das mais altas e densas culturas agrícolas (Chamberlain *et al.*, 1999).

Deste modo, mosaicos agrícolas de pequena dimensão apresentam das mais elevadas concentrações de Laverças. Ainda assim, as densidades nos terrenos agrícolas tradicionais, apesar de frequentemente altas, mostram-se mais elevadas em locais onde a rotação de cultivos alternada com pousio, assegura que a vegetação não se torna muito alta e/ou demasiado densa.

2.2 Distribuição e selecção de habitats em Portugal

Em Portugal, no Inverno, a Laverça pode ser observada em quase todo o país, apresentando uma distribuição bastante alargada, ainda que mais comum nas terras baixas (ex. Baixo Alentejo), também ocorre em zonas planálticas do interior norte e centro (Elias *et al.*, 1999; Catry *et al.*, 2010). No período reprodutor, a população nidificante existente em Portugal distribui-se maioritariamente, pelas terras altas do norte e centro, sendo bastante comum nos patamares altitudinais mais elevados, realizando movimentos altitudinais sazonais nos ecossistemas de montanha (Horta, *et al.*, 2011). Neste ecossistema, ocorre em áreas de matos abertos e pouco desenvolvidos (urzais e carquejais), em pastagens, em terrenos agrícolas e em cervunais, ocorrendo também em áreas mistas de matos, cultivos de centeio e matos higrófilos (Pimenta & Santarém, 1996; Patacho, 1998). No sul do território português, esta espécie surge em zonas agrícolas ou em zonas de pastagem relativamente húmidas.

2.3 Caracterização da população de Laverças na serra da Estrela

A Laverca (figura 1) é uma das catorze espécies de passeriformes da serra da Estrela cuja distribuição altitudinal anual incluiu todo o gradiente de altitude existente (dos 400 aos 1993 metros).



Figura 1. Fotografia de Laverca tirada na serra da Estrela, em 2009 (Autor: Pedro Marques).

Segundo os dados obtidos por Horta (2011), a Laverca é a sétima espécie mais abundante da serra da Estrela ao longo de todo o ciclo anual, durante o qual se consegue distinguir dois períodos fundamentais: o período de invernada, no qual a espécie apresenta a maior abundância anual, devido ao incremento populacional com aves vindas do Norte da Europa; e o período reprodutor, que apresenta uma abundância de indivíduos significativamente menor, ainda que a espécie não deixe de ser uma das reprodutoras mais abundantes acima do andar basal. Em termos bioclimáticos a espécie parece apresentar uma preferência pela vertente mediterrânica principalmente no andar basal durante o período de invernada, no entanto, a altitude mostra uma significância mais preponderante na variação da abundância de Lavercas que os andares bioclimáticos.

Apesar de esta espécie apresentar ao longo de todo o ciclo anual uma preferência por habitats abertos, durante o período de invernada a maior parte das Lavercas concentram-se em grandes bandos (que poderão ascender a mais de 100 indivíduos, em Dezembro) em habitats agrícolas de baixa altitude (o habitat que alberga uma maior densidade de indivíduos ao longo do ano, 142,7 ind./ha), principalmente em campos cerealíferos mas também em lameiros. A grande abundância de aves no andar basal durante este período do ciclo biológico ajuda a explicar a correlação negativa entre a abundância anual de aves e a altitude. Deste

modo, durante o período invernal (Outubro a Fevereiro), as Laverças concentram-se no andar basal (entre os 400 e os 900 metros), invertendo esta distribuição altitudinal com a partida dos indivíduos invernantes e a chegada do período reprodutor. A variação da distribuição altitudinal ao longo do ciclo anual é tida como uma evidência de realização de movimentos altitudinais sazonais na área de estudo (Horta, *et al.* 2011). Deste modo a espécie caracteriza-se por apresentar o padrão de variação da distribuição dos efectivos populacionais do “*Tipo 1*”, e. g. durante os meses mais quentes do ano os indivíduos distribuem-se de forma significativa pelas zonas mais elevadas, com densidades reduzidas no andar basal. Nos meses mais frios os indivíduos alteram este modelo de distribuição dos efectivos populacionais, com os indivíduos a distribuírem-se preferencialmente e de forma significativa pelos andares mais baixos, apresentando abundâncias muito reduzidas ou nulas no andar superior (Horta, *et al.* 2011).

Durante o período reprodutor as Laverças distribuem-se desde os 1000 aos 1993 metros de altitude mostrando uma maior preferência por habitats naturais compostos, principalmente, por prados de gramíneas de altitude (70,8 ind./ha), nidificando também em zonas de matos esparsos (principalmente piornais mas também giestais e zimbrais/urzais) e em zonas agrícolas, principalmente em campos cerealíferos tradicionais de altitude e algumas pastagens (Horta, 2011).

2.4 O canto da Laverça

Das várias especificidades comportamentais e fenotípicas dos Alaudídeos, a Laverça tornou-se numa das espécies mais conhecidas da Europa, pelo seu canto em voo. O nome científico da *Alauda* (género), e consequentemente, o nome da família *Alaudidae*, provém duma expressão latina do Celta (“*alawd*”), que significa “grande cantora” (al, óptimo; awd música).

O canto em voo da Laverça representa o auge do desenvolvimento de uma forma pouco conhecida de comportamento dum passeriforme, que tem recebido, relativamente, pouca atenção científica. É composto de dois elementos, a música em si e o voo de exibição aérea a partir do qual é, geralmente, reproduzida.

O canto das Laverças é particularmente difícil de descrever, por ser rápido, complexo e muito variável. A sua complexidade, porém, está limitada dentro de uma faixa de frequência bastante estreita, entre 2 e 6 kHz (Donald, 2004). Estes cantos começam normalmente com uma série relativamente lenta e com assobios claros, acelerando a velocidade e a complexidade num fluxo, aparentemente, ininterrupto de notas (Donald, 2004).

Juan Delius (1963) realizou um trabalho pioneiro sobre a Laverca, no início da década de 60, que continua a ser uma fonte vital de informação para as investigações mais recentes sobre esta espécie. Nesse trabalho, foram reconhecidos três tipos de canções: a canção reproduzida em voo, a canção reproduzida a partir do solo (semelhante, mas mais lenta, mais silenciosa e menos vigorante), e uma canção áspera, realizada por um macho em perseguição doutro, no interior do seu território. Também na Polónia Piotr Tryjanowski (2000) caracterizou a canção no solo como sendo mais monótona e silenciosa do que as canções em voo, sugerindo que pode desempenhar uma função diferente, servindo, talvez, como uma forma de comunicação entre os membros do casal, ou entre os adultos e crias. Um outro tipo de canto foi descrito por Lange (1951), considerando que durante a parte descendente do voo em canto, este ganha um tom menor, mais lento e silencioso do que durante a subida, sendo possível distinguir por audição simples através do canto das Lavercas, se a ave está em voo ascendente, descendente ou estacionário (William Yarrell, 1861).

Embora a canção da Laverca pareça contínua ao ouvido humano, análises mais aprofundadas mostram que é composta por uma série de frases discretas ou sílabas pontuadas por intervalos curtos. Análises realizadas por Brackenbury (1978), em sonogramas, mostraram que as sílabas, durante o período de expiração das aves, levam cerca de 350 a 600 milissegundos, e quando esta está a inspirar, levam cerca de 30 a 100 milissegundos. Dentro de cada sílaba também existem pequeníssimos hiatos, que podem durar cerca de 11 milissegundos, um tempo muito curto para uma inspiração completa, mas talvez o suficiente para encher um saco aéreo (Csicsáky, 1978).

Tendo em conta que a taxa de respiração em repouso, numa ave da dimensão da Laverca, ronda uma respiração por segundo, durante os cantos em voo, a taxa de respiração aumenta cerca de quatro vezes (Csicsáky, 1978).

A frequência de pulsos musicais parece ser ditada pelo ritmo de ventilação da ave e não pela frequência de batimentos das suas asas (Csicsáky, 1978). Brackenbury (1978) sugere que o ritmo do canto da Laverca é determinado por três mecanismos distintos: a taxa respiratória subjacente, a oscilação de alta frequência respiratória, sobreposto sobre a taxa respiratória subjacente e as contracções cíclicas dos músculos da siringe. Estes três reguladores rítmicos podem ser empregues numa única sílaba.

Cada frase é composta por uma sucessão de sons pulsantes, que podem ser individuais ou em grupos repetidos.

A canção é reproduzida principalmente pelos membros do sexo masculino, representando cerca de 95% de todas as canções reproduzidas no perímetro de 100 metros à volta do ninho. Ainda assim, as fêmeas reproduzem um sub-canto que se assemelha a uma versão resumida dos do macho, que é mais comumente realizado durante o acasalamento, na formação do par reprodutor, construção do ninho e também como uma chamada de alerta quando os predadores se aproximam do ninho. Contudo, as fêmeas parecem ser capazes de produzir, esporadicamente, uma canção em tudo semelhante à dos machos (Donald, 2004).

O tamanho do repertório de cada indivíduo parece variar entre cerca de 160 a mais de 460 sílabas (Markus Jenny e colaboradores, (dados não publicados)), o que torna o canto da Laverca especialmente complexo (Donald, 2004). Esta complexidade é ampliada, frequentemente, pela inclusão no canto, de pequenas imitações de outras espécies de aves. Estas imitações de canções ou chamamentos de uma ampla variedade de aves foram registadas em vários cantos de Lavercas, sendo particularmente comuns as imitações dos chamamentos de aves pernaltas, como Perna-verde-comum (*Tringa nebularia*), Perna-vermelha-comum (*Tringa totanus*), Borrelho-pequeno-de-coleira (*Charadrius dubius*), Ostraceiro (*Haematopus ostralegus*), Maçarico-real (*Numenius arquata*) e Maçarico-galego (*Numenius phaeopus*) (Simms, 1992). Na Rússia, a lista também inclui Pilrito-de-bico-grosso (*Limicola falcinellus*) e Tarambola-dourada-do-Pacífico (*Pluvialis fulva*). A sul do País de Gales, onde a Tadorna (*Tadorna tadorna*) é uma espécie comum, as suas vocalizações são frequentemente encontradas nos cantos das Lavercas. A Águia-de-asa-redonda (*Buteo buteo*), a Felosa-palustre (*Acrocephalus palustris*), o Pintarroxo (*Carduelis cannabina*) e o Trigueirão (*Miliaria calandra*) são outras das espécies imitadas pelas Lavercas, parecendo haver variação regional, considerável, na incidência do mimetismo nas Lavercas.

O canto mimético tem sido observado em várias espécies, conferindo vantagens consideráveis sobre a ave que está a cantar, aumentando os repertórios tornando os cantos mais atraentes para as fêmeas. O único estudo quantitativo de mimetismo no canto da Laverca foi realizado por Fefelov (1997), que registou 116 casos de mimetismo, durante um total de 73 minutos de música, com uma média de cinco imitações por canto. Este mimetismo incluía trechos de cantos ou chamamentos de, pelo menos, 38 espécies diferentes, principalmente de aves pernaltas, mas também de Gaivina-comum (*Sterna hirundo*), de Andorinha-das-chaminés (*Hirundo rustica*), de Petinha-de-Richard (*Anthus richardi*), de Estrelinha-de-poupa (*Regulus regulus*), de Escrevedeira-da-Lapónia (*Calcarius lapponicus*) e de Felosa-boreal (*Phylloscopus borealis*). Muitas das espécies imitadas não se

encontram distribuídas pelo local de estudo (Sibéria), pelo que se suspeita que a aprendizagem dos cantos e chamamentos destas espécies se tenha realizado nos locais de invernada das Laverças. Na Austrália, onde esta espécie foi introduzida, não foram detectadas Laverças a imitar quaisquer outras espécies, possivelmente devido à sua reduzida densidade territorial, o que não confere à mímica uma vantagem reprodutora (Simms, 1992).

Nalgumas espécies é possível distinguir dialectos regionais ou locais, cujos cantos diferem substancialmente entre grupos de indivíduos vizinhos. Estes dialectos parecem ter uma origem cultural e/ou comportamental, e não uma origem genética. No caso do Trigueirão (*Miliaria calandra*), cujos dialectos regionais são particularmente bem desenvolvidos e que apresenta frequentemente dialectos locais bastante distintos, estes podem ser discernidos no campo pelo ouvido humano (McGregor *et al.*, 1997). Paradoxalmente, até recentemente, a única descrição publicada de dialectos locais no canto de um Alaudídeo, é de uma espécie que não reproduz uma canção: a Cotovia-zumbidora (*Mirafraga rufocinnamomea*) da África que realiza um voo de exibição durante o qual, o seu canto foi substituído por um zumbido forte, produzido pelo rápido batimento das asas (Donald, 2004). Estudos recentes confirmaram a existência de dialectos em populações de Laverças, cujos cantos poderão diferir de população para população e entre diferentes grupos dentro da mesma população (Briefer *et al.*, 2007, Briefer *et al.*, 2010).

Pensa-se que esta variação "microgeográfica" na canção, ocorre mais frequentemente em espécies com canções complexas e que imitam outras aves e que se distribuem por uma grande amplitude geográfica. Como a Laverça satisfaz todos estes critérios, não é de estranhar que mostre uma forte variação regional no seu canto, nomeadamente nas primeiras frases do canto em voo ascendente (Briefer *et al.*, 2007). Uma investigação científica sobre este tema foi desenvolvida pelo investigador Markus Jenny e seus colaboradores (dados não publicados), cujo trabalho, realizado na Suíça, já havia sugerido que os cantos de sub-populações que distem em 1,5 km podem diferir substancialmente. Embora a Laverça apresente todas as características de uma espécie susceptível de apresentar variação regional no canto, e de existir registo de variações, os seus cantos tendem a localizar-se dentro da estrutura fonética. Por seu lado, a variação "macrogeográfica" (diferenças no canto de aves separadas por grandes distâncias ou por barreiras físicas) envolve todo o repertório silábico. Os resultados de Marcus Jenny sugerem que, mesmo em distâncias muito curtas, o canto das Laverças difere na composição básica das sílabas (Donald, 2004).

2.5 O canto em voo

Parece indissociável a importância do canto para as Laverças da do seu comportamento especializado de o realizar em voo. O canto em voo é característico de várias famílias de aves especialmente associadas a áreas abertas. É uma forma de comportamento que está distribuído irregularmente por todo o mundo das aves e é restrito a alguns taxa específicos de algumas ordens, em resposta às mais recentes evoluções. Por conseguinte, este comportamento parece ter evoluído de forma independente em diferentes famílias, e de ter surgido recentemente - um exemplo de evolução convergente.

O canto em voo é um reflexo da complexidade evolutiva e dada a predominância deste comportamento em indivíduos de espécies que ocorrem preferencialmente em áreas abertas, como no caso das Laverças, parece provável que este seja um mecanismo encontrado por estas aves para propagar o canto de forma mais ampla, num habitat desprovido de locais de pouso elevados. Tal como o canto em si, a explicação mais provável para este comportamento específico, é que o canto em voo esteja relacionado com uma forma de expansibilidade sexual. Na verdade, os voos em canto servem, provavelmente, como um indicador real da aptidão física do macho, aumentando a sua atractividade para as fêmeas e sua capacidade para defender o seu território contra outros machos ou outras espécies, incluindo até, os predadores.

Os cantos em voo são, em termos energéticos, das formas mais exigentes de selecção sexual, em todo o reino animal (Donald, 2004). Durante a subida vertical, o macho voa dentro dos limites do potencial máximo de energia, ainda assim, o gasto médio de energia durante a ascensão vertical da Laverça, é inferior a metade da capacidade máxima teórica sustentável (Hedenström, 1995).

Cerca de metade de todos os voos em canto, atinge uma altura máxima superior a 50 metros. No entanto, alturas máximas superiores a 200 metros são relativamente raras. Foi estimada a altura média alcançada por esta espécie durante o voo em canto, entre os 50 e os 80 metros (Deliuss, 1965). No início do canto em voo, as aves sobem a uma taxa de 1 metro por segundo, até alcançarem a altura final. Existe uma relação significativamente positiva entre a altura máxima atingida nos voos em canto e a duração do mesmo, ou seja, quanto maiores forem as alturas atingidas durante os voos mais longos serão os cantos.

Após a subida inicial, as aves passam por um período de voo horizontal durante o qual emitem a maior parte do canto. Os voos horizontais são realizados a

uma altitude média de 120 metros, entre os 30 e os 210 metros de altura (Hedenström & Alerstam, 1996).

Durante a fase de voo horizontal do canto em voo, as aves reduzem o seu gasto energético, voando a uma velocidade de cerca de 6 metros por segundo, denominado por "minimum power speed", aquela que utiliza o mínimo custo de energia por unidade de tempo de voo.

No final da fase de voo horizontal as aves efectuam a descida de três formas distintas: descer em pára-quedas enquanto canta (descida realizada a de 1,5 metros por segundo), voo com batimento de asas descendente (taxa de descida de 1,6 metros por segundo), ou mergulho em voo com as asas dobradas, (taxa de descida média de 8,4 metros por segundo podendo chegar a atingir um máxima de 20 metros por segundo). A descida em pára-quedas, é a forma mais comum, que corresponde a 64% das descidas, seguido do mergulho em voo (25%) e do batimento de asas descendente (11%) (Hedenström, 1995). Uma descida rápida por mergulho com as asas dobradas representa, provavelmente, uma interrupção abrupta do canto em voo e não um termo natural do mesmo, uma vez que é geralmente procedido de um ataque a outro macho ou coincide com as alturas em que a fêmea sai do ninho, durante a incubação. Todas as formas de descida tendem a ser mais rápidas do que seria teoricamente previsível se as aves estivessem a tentar maximizar a duração total de seus cantos. Isto acrescenta mais peso à ideia de que os elementos importantes do canto em voo, do ponto de vista da fêmea, é a duração do canto no período de voo horizontal (Hedenström, 1995).

2.6 Canto no solo

Menos de 3% dos cantos efectuados pelas Laverças são realizados a partir do chão ou de um pouso, sendo mais frequente realizarem-no em poleiros (Tryjanowski, 2000). Cantos realizados a partir de fios aéreos (por exemplo: linhas de distribuição de energia e de telefone) são geralmente raros, embora algumas aves os reproduzam com alguma frequência. A realização de cantos a partir do solo atinge o seu pico máximo no final do período de reprodução, sendo mais frequentes no início da manhã e da tarde. Seja qual for a sua finalidade, o canto a partir do solo, não é acompanhado por um comportamento específico. Embora a influência do clima e do ciclo reprodutivo seja determinante, parece existir uma variação individual inata no método empregue para a realização dos cantos, no que ao equilíbrio entre a frequência e a duração dos cantos no solo ou num pouso diz respeito.

2.7 Duração e período do canto

Vários autores apontam durações médias distintas dos cantos das Lavercas. Segundo Hedenström (1995) e Lange (1951) os cantos em voo apresentam uma duração média de quatro minutos apesar de terem registado cantos com mais de 30 minutos. A duração média dos cantos em voo, registada no trabalho de Nobel Rollin (1943), foi consideravelmente menor, cerca de 2,2 minutos, tendo-se registado, raramente, cantos com mais de 6 minutos. Gerst (1989a), por seu lado, determinou uma duração média estimada de pouco mais de 2 minutos (apenas 5% do número de cantos em voo ultrapassou os 6 minutos e apenas 1% ultrapassou os 12 minutos). Outros observadores registaram cantos em voo com uma duração de até 1 hora ou até superior (Brown, 1986), no que parecem ser casos excepcionais.

Existem alterações na duração de cantos dos machos, em diferentes fases da época de reprodução (Deliuss, 1965). Durante a marcação de territórios e formação dos casais, os cantos duram em média 3,4 minutos. Este valor cai para 2,4 minutos, no período em que as fêmeas se encontravam a incubar e 1,3 minutos durante o período de pós-eclosão da primeira ninhada (Deliuss, 1965). Gerst (1989b) também detectou que o pico mais alto de duração do canto, ocorrida na época de reprodução, correspondente ao período entre ninhadas sucessivas.

Contudo, o estatuto social do macho também poderá ter um efeito na duração dos cantos, e machos desemparelhados podem produzir voos em canto consideravelmente maiores que os machos com parceira reprodutora, tal como foi demonstrado por Donald *et al.* (2003), numa espécie filogeneticamente próxima, a Cotovia-raso (*Alauda razae*).

Parecem existir padrões temporais na actividade diária do canto das Lavercas. Segundo Lange (1951) os cantos reproduzidos na parte da manhã são mais longos (em média 5 minutos) do que no período da tarde (3,3 minutos), embora não tenham sido encontradas variações por outros autores (Rollin, 1943; Gerst (1989a).

Os cantos das Lavercas podem começar a ser emitidos antes do amanhecer (Stevenson, 1866) ajudando a que seja de cerca de 70 minutos por dia em Abril, de 47 minutos em Maio e de 181 minutos em Julho. A presença de um competidor parece influenciar a duração diária dos cantos de um macho, tal como foi demonstrado por Rollin (1956), que descreve um macho de Laverca sem a presença de elementos competidores que produzia um tempo de canto total diário de apenas 5 minutos. A chegada de um outro macho competidor levou a que, alguns dias

depois, produziu um tempo total de 46 minutos de canto diário (9 vezes superior).

Os padrões diários dos cantos também são determinados pelo comportamento dos machos vizinhos. Se uma ave inicia um canto em voo, muitos ou todos os seus vizinhos também iniciam consecutivamente a sua actividade de canto. Este comportamento é típico e recorrente, mas as razões que o explicam são ainda desconhecidas. É possível que as aves, simplesmente, se elevem no ar quando as condições ambientais para realizarem canto em voos se tornam apropriadas, mas a rapidez da ascensão simultânea em canto sugere que a acção de um ave despolpa o comportamento das restantes. Uma possível explicação é o facto do principal objectivo dos cantos em certos momentos do período reprodutor estar relacionado com a defesa dos territórios. Poderá ser energeticamente vantajoso para os machos, cantarem, apenas, quando os vizinhos também estão a cantar, uma vez que representaria uma desvantagem ter sempre de despende energia emitindo longos cantos, sempre que um vizinho, assincronamente, começasse a cantar. No entanto, o que despolta o aparecimento destas explosões de actividade de canto, ou qual é o mecanismo que se desenvolve e para que fins, são factores desconhecidos.

Por outro lado parece existir uma considerável variação individual na forma dum indivíduo se dedicar ao canto. Alguns autores sugerem que certas aves realizam longos cantos em voo mas de uma forma pouco frequente, enquanto outras produzem cantos mais curtos mas com uma frequência superior (Clark, 1947). Além disso, algumas aves parecem produzir mais cantos a partir do chão que outras.

Tanto os cantos realizados a partir do solo como os reproduzidos em voo podem ser ouvidos ao longo de todo o ciclo anual, no entanto, existem fortes flutuações sazonais na frequência e quantidade de cantos realizados. A duração dos cantos aumenta ao longo do ano, atingindo o pico mais elevado em Agosto, momento a partir do qual poucos cantos são efectuados (Halfdan, 1951) uma vez que é durante este período do ano que muitas aves realizam a muda pós-nupcial, e portanto, ficam mais vulneráveis aos predadores logo após término do período reprodutor. Deste modo na Dinamarca, a maioria das aves cessam de cantar no final de Julho (Lange 1951), enquanto na Inglaterra, Delius (1965) tenha registado o fim dos cantos no início de Julho.

Durante a época de reprodução, Clark (1947) descobriu que os machos apresentavam períodos em que deixavam de cantar (de 7 a 23 dias). O autor

sugeriu que esses períodos poderiam coincidir com a construção do ninho, postura e incubação dos ovos pela fêmea, sendo o canto retomado pelo macho quando começa a ajudar na alimentação das crias. De facto, o oposto poderá ser mais provável, podendo estes períodos de silêncio, ocorrerem precisamente quando os machos estão a ajudar na alimentação das crias (Donald, 2004). Delius (1965) sugeriu ainda, que os machos apresentam um pico de actividade de canto, quando a sua parceira está em incubação.

2.8 Funções do canto da Laverca

Os machos da Laverca reconhecem os cantos dos seus vizinhos (Aubin & Bremond, 1983), e respondem tão prontamente a um "canto" sintético (monótono e electrónico com a mesma estrutura básica dum canto real) como a um canto real emitido por uma ave. No entanto, os indivíduos habituam-se mais rapidamente a um canto sintético do que a um canto real, respondendo cada vez menos à repetição de cantos artificiais quanto mais tempo as aves são expostas a eles (Aubin, 1982). Este facto sugere que, ter um vasto repertório, impede as aves de se habituarem às canções dos seus vizinhos. As Lavercas reagem fortemente a diferenças no tamanho da canção, no tempo de intervalo, e no tamanho do repertório, sugerindo que o reconhecimento dos cantos do vizinho depende da detecção de sons que são complexos em várias dimensões (Aubin & Bremond, 1983).

O reconhecimento dos vizinhos como "queridos inimigos" diminui os gastos energéticos e faz-se sentir em plena época de reprodução, quando os territórios se mantêm estáveis, mas não no início do periodo reprodutor (durante a colonização e a formação de casais), nem no final, quando a densidade de aves aumenta devido à presença de juvenis que se vão tornando independentes. Ainda assim, a relação entre os "queridos inimigos" não tem um padrão fixo, sendo bastante flexível e susceptível de evoluir com as circunstâncias sociais e ecológicas (Briefer *et al.*, 2008a; Briefer *et al.*, 2008b; Briefer *et al.*, 2010a Briefer *et al.*, 2010b;).

A canção é utilizada muitas vezes como um sinal dissuasor de predadores. Os Esmerilhões (*Falco columbarius*), por exemplo, tentam preda, maioritariamente, as aves que não cantam ou que cantam poucas vezes e durante períodos mais curtos. Esta espécie predadora, caça Lavercas, com perseguições médias de 80 segundos, com um sucesso de captura que ronda os 40%. Em contraste, a predação de Lavercas que realizam cantos longos apresenta uma taxa

de sucesso de apenas 5%. Deste modo, as aves que realizem cantos territoriais longos, têm o dobro das hipóteses de sobreviver a um ataque de um predadores do que aves que realizem frases curtas de sub-cantos. As aves que não cantam procuram outras estratégias de escapar aos predadores, como por exemplo aglomerando-se em bando, enquanto as aves que reproduzem cantos mais longos utilizam essa capacidade para dissuadir os predadores (Cresswell, 1994). É possível que as fêmeas também utilizem cantos completos, como os machos, numa estratégia de dissuasão de predadores, existindo o registo de fêmeas a realizar cantos completos, exclusivamente, quando estavam a ser perseguidas por um predador (Hutchinson, 2008).

Estes factos mostram, que o canto das Laverças não servem exclusivamente para assegurar um parceiro reprodutor e defender um território de reprodução, mas também para enviar sinais aos predadores das capacidades físicas dos indivíduos presa.

Dentro duma determinada espécie de predadores existe uma variação individual considerável na sua habilidade para capturar presas, entre as diferentes aves. Existem variações similares entre os indivíduos das espécies-presa: algumas aves são mais eficazes na fuga a predadores do que outras. A variação intra-específica da capacidade duma ave capturar presas ou fugir dos predadores, é provavelmente resultado de muitos factores, como a idade, a experiência, a saúde e a competência genética inata. Quando um indivíduo da espécie presa está apto e saudável, é eficaz na fuga a um predador, no entanto, estes sinais podem servir ao atacante para evitar uma perseguição longa e gastos elevados de energia, que levará no final à perda da presa.

Predadores jovens aprendem a caçar, principalmente, através da experiência adquirida, aprendendo a evitar as tentativas de predação das Laverças que reproduzem cantos elaborados. Se todos os indivíduos de uma espécie presa, independentemente da sua habilidade para escapar aos predadores, tentassem usar o mesmo sinal para indicar aos predadores que eles são particularmente aptos e saudáveis, os predadores rapidamente aprenderiam a ignorar esse sinal. Os sinais devem estar directamente correlacionados com o custo real para o predador, demonstrando que a presa tem recursos em abundância, dissuadindo-o a tentar a sua captura (Cresswell, 1994).

2.9 Influência do meio no canto das Laverças

Poucos têm sido os estudos realizados sobre a influência do meio no canto das Laverças. Ainda assim, existem evidências que os seus cantos são mais longos quando as temperaturas e as radiações solares são mais elevadas, e mais curtos quanto maiores são a velocidade do vento e pressão do ar (Gerss, 1989b). Outras evidências sugerem que a duração dos cantos é limitada, em grande parte, pela influência das condições do meio no gasto de energia. Por exemplo, os cantos são mais curtos quando o vento é mais forte e cantos mais longos são precedidos por longos períodos de descanso.

Rollin (1943) afirma que a produção diária total de cantos de uma ave pode variar em função da altura da época de reprodução de acordo com as condições meteorológicas, apesar de não especificar quais e de que forma.

Por outro lado, observações feitas no Japão sugerem que a altura dos voos em canto pode estar relacionada com a temperatura ao nível do solo: quando a temperatura do ar é de 16°C as aves sobem até aos 40-70 metros mas quando ultrapassa os 24°C as aves atingem os 80 e 100 metros (Suzuki *et al.*, 1952).

Também a velocidade do vento influencia os voos em canto, uma vez que em dias com ventos acima de 6 metros por segundo as aves aproveitam este facto, colocando-se contra o vento e realizando pequenos movimentos. Em dias em que a velocidade do vento se situa abaixo dos 6 metros por segundo, as aves voam em círculos, aproveitando o vento de forma a gastarem o mínimo de energia necessária para se manterem sobre o seu território. Uma consequência disto é que o "território aéreo" (a área total do terreno sobre a qual a Laverça realiza os seus cantos em voo) é maior em dias com velocidades do vento mais baixas.

Como existem evidências que cantos em voo tornam-se mais curtos com o aumento da velocidade do vento, provavelmente, devido ao aumento dos custos energéticos (Gerss, 1989b), muitas vezes, em período de ventos fortes, estes são substituídos por cantos no solo. Da mesma forma, a neblina força as aves a cantar no solo, o que tem influência na duração dos cantos, diminuindo-a (Clark, 1947). Outros resultados, talvez surpreendentemente, sugerem que os cantos em voos são mais longos em condições de céu nublado e chuva do que em condições meteorológicas de céu limpo (Lange, 1951). O autor explica este resultado com o facto das durações dos cantos, poderem estar, mais uma vez, relacionadas com diferenças na velocidade do vento (Lange, 1951).

A estrutura da vegetação, por seu lado, apresenta uma forte influência na produção e propagação dos cantos (Endler, 1992). Além disso, suspeita-se que o

comportamento de canto sincronizado ocorra com mais frequência quando a temperatura e a pressão barométrica são mais elevadas, condições inadequadas a cantos longos.

3 Influência da altitude no canto das aves

A presença de gradientes ecológicos na selecção natural e sexual (Coyne & Orr, 2004) resulta numa diversificação evolucionária da morfologia, na história de vida e nos traços de comportamento dos indivíduos das diferentes espécies, incluindo na produção de sinais (Haavie, *et al.*, 2004; Servedio, 2004). Em primeiro lugar, restrições ambientais no desenvolvimento ou na propagação de sinais resultam frequentemente em variações dos mesmos entre as diferentes populações (Endler, 1992; Irwin, 2000; Patricelli & Blickley, 2006). Em segundo lugar, variações na intensidade da selecção sexual levam normalmente a divergências na produção dos sinais (Andersson & Simmons, 2006; Badyaev & Snell Road-Rood, 2006; Svensson *et al.* 2006). Enquanto a correspondência entre o grau de intensidade da selecção sexual e a divergência interespecífica na produção de sinais está frequentemente documentada (Snook *et al.*, 2005; Møller *et al.* 2006), ainda não está claro como a intensidade da variação na selecção sexual promove divergências nos sinais produzidos pelos seres vivos num contexto ecológico (Shuster & Wade, 2003).

O som das aves, por seu lado, é o sistema ideal para investigar como o processo de selecção sexual intraespecífico resulta na divergência inter-individual na estrutura dos cantos (Rueg *et al.*, 2006). Cantar tem custos energéticos significativos que advêm não tanto do dispêndio energético directo (Oberweger & Goller 2001), mas principalmente do compromisso com actividades necessárias ao restabelecimento diário de reservas energéticas (McNamara *et al.*, 1987, Thomas, 1999). Assim, a quantidade de tempo que as aves passam a cantar, particularmente em alturas críticas, como o início do dia, é um indicador fiável e conspícuo da sua condição energética e, como tal, pode constituir um alvo de selecção sexual (Hutchinson *et al.*, 1993). Como referido anteriormente, muitos estudos consideram o papel das fêmeas na preferência por cantos característicos, elaborados e diversificados (Podos *et al.*, 2004). As fêmeas geralmente preferem sons difíceis de produzir ou de aprender (Ward *et al.*, 2003), tais como canções rápidas (com uma elevada taxa de sílabas por unidade de tempo), de grande energia, com uma rápida modulação de frequências e grande complexidade (Reid *et al.*, 2005). Poucos são os estudos que relacionam os gradientes altitudinais com as características intrínsecas dos cantos dos seres vivos ao nível da sua complexidade. Trabalhos recentes efectuados com anfíbios revelaram uma correlação

significativamente negativa entre a frequência do som e a altitude (Kirschel *et al.*, 2009).

Os resultados de alguns estudos em aves ao longo de gradientes altitudinais revelaram divergências nos sinais comportamentais, o que reforça a importância das adaptações locais e pode facilitar a especiação ao longo das gerações (Coyne & Orr, 2004). Alguns resultados sugerem que a variação na intensidade da selecção sexual ao longo da altitude pode conduzir a variações nos sinais acústicos.

Como consequência dum maior investimento nos cuidados bi-parentais que provoca uma menor intensidade da selecção sexual em zonas de maior altitude (Badyaev, 1997, Badyaev & Ghalambor, 2001), alguns resultados apontam para uma correlação negativa entre a quantidade e duração dos sinais acústicos e a altitude (Snell-Rood & Badyaev, 2008). Condições ambientais associadas à altitude parecem contribuir para este resultado, como por exemplo a concentração de oxigénio, que ao diminuir com a altitude, para além de promover cantos mais curtos, faz com que aves de altitudes mais elevadas devam respirar com mais frequência, o que resulta em cantos com maior número de sílabas e/ou sílabas mais curtas (Podos *et al.* 2004).

A velocidade do vento e o ruído que lhe está associado, pelo contrário, aumentam com a altitude, exercendo uma pressão selectiva adicional sobre a estrutura das canções, o que fornece uma hipótese justificativa para a relação negativa entre a complexidade das componentes temporais das canções e a altitude (Snell-Rood & Badyaev, 2008), uma vez que um elevado ruído ambiente favorece a produção de notas mais compridas (Lohr *et al.* 2003; Patricelli & Blickley 2006) e uma ampla faixa de frequências, características típicas dos cantos emitidos em locais de maior altitude (Richards & Wiley, 1980).

Neste sentido, os gradientes ecológicos em ambientes com maior altitude constituem uma oportunidade para se estudar o contributo das pressões selectivas na variação de sinais reprodutivos, (Mathies & Andrews, 1995), favorecendo, assim, uma maior monogamia entre as aves, níveis similares nos cuidados parentais entre machos e fêmeas, e menor variação no sucesso reprodutor entre sexos em comparação com os indivíduos que nidificam em locais de menor altitude (Badyaev, 1997). Deste modo, o resultado da correlação negativa entre a altitude dos locais de reprodução e a intensidade da selecção sexual (Badyaev & Ghalamor, 2001) assim como diferenças adaptativas das aves em resposta às condições do meio, oferecem uma oportunidade para testar a hipótese da variação das condições

ambientais poder promover divergências nas exibições sexuais, principalmente nos cantos das aves (Badyaev 1997; Irwin, 2000).

II. OBJECTIVOS

Foi objectivo deste trabalho testar a influência de aspectos abióticos e ecológicos ao longo de um gradiente altitudinal nas características temporais e de frequência dos cantos produzidos pela Laverca, estabelecendo uma correlação entre a altitude e as características dos seus cantos.

III. MÉTODOS

1. Área de estudo

O presente trabalho foi realizado na serra da Estrela, Portugal, ao longo duma faixa altitudinal com orientação NW-SE, num gradiente altitudinal compreendido entre os 1000 e 1993 metros, na encosta poente de influência bioclimática maioritariamente temperada (figura 2). O trabalho de campo realizou-se de Fevereiro a Julho de 2011.

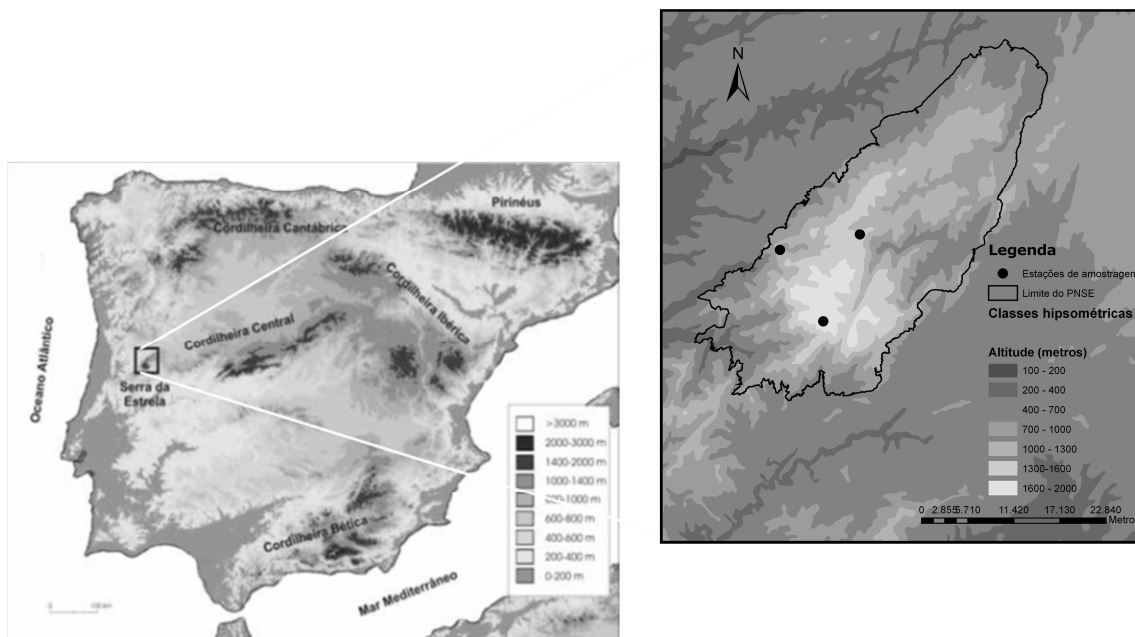


Figura 2. Localização da área de estudo e dos locais de amostragem.

Foram seleccionados três locais de amostragem no limite altitudinal inferior, intermédio e superior da distribuição de Laverças, durante o período reprodutor, ao longo do gradiente altitudinal da área de estudo:

- Cabeço dos Corvos/ Cabeço de Santo Estevão – ≈ 1000 metros
- Campos Romão/ Chão das Barcas - ≈ 1450 metros
- Torre - ≈ 1993 metros

Nos locais de amostragem estão incluídos os habitats preferenciais mais característicos das Laverças, desde zonas naturais, semi-naturais e agrícolas.

A área de estudo compreende as três variantes altitudinais bioclimáticas presentes na encosta poente da serra da Estrela (Meso, Supra e Oro-Temperado), em três andares altitudinais (andar basal, intermédio e superior) de características climáticas, orográficas e de flora e vegetação potencial distintas (Jansen, 2002).

2. Recolha de dados

2.1. Marcação de territórios

A metodologia utilizada para o mapeamento dos territórios dos machos de Laverca consistiu no método-dos-mapas (Bibby *et al.*, 2000) no início do período reprodutor das Lavercas (Fevereiro – Abril 2011). As três estações de amostragem foram percorridas a pé ao longo dum itinerário variável que permitiu prospectar visualmente toda a área. Anotou-se, num mapa de visita, cuja base foram fotografias aéreas dos locais de amostragem (ortofotomapas), a localização de todos os contactos visuais com Lavercas macho, que realizavam cantos em voo (um comportamento típico de marcação de territórios).

Apesar de estar documentado que o método-dos-mapas poderá subavaliar de forma significativa a dimensão efectiva dos territórios das aves (Anich *et al.*, 2009), este facto não é relevante no presente estudo, uma vez que o objectivo da marcação dos territórios apenas pretendeu individualizar cada macho para se realizarem gravações dos seus cantos, e não, estimar com rigor a dimensão efectiva dos territórios de reprodução de cada um.

Foram realizadas 8 visitas a cada estação de amostragem, durante as quais, e uma vez que o método-dos-mapas não exige uniformidade na velocidade de progressão do observador (Bibby *et al.*, 2000), a procura de indivíduos foi complementada com a paragem em pontos de elevada visibilidade, de onde foi possível prospectar, com o auxílio de binóculos (8x42) a totalidade dos locais de amostragem (“*scan sampling*”).

Os censos efectuaram-se nas quatro primeiras horas do dia, sob condições climáticas favoráveis à detectabilidade das aves (Bibby *et al.*, 2000).

De modo a tornar mais precisas e exactas as estimativas das fronteiras dos territórios de cada macho, cada exibição de canto em voo foi cuidadosamente observada e marcadas as respectivas trajectórias nos mapas de visita.

Considerou-se para a marcação dum território, o registo de, pelo menos, seis observações do mesmo indivíduo no mesmo local, em visitas diferentes.

Utilizando os dados obtidos em cada visita, determinaram-se, para cada local de amostragem, as fronteiras e o centro dos territórios dos machos de Laverca marcados com GPS (Garmin etrex legend Hcx®). Para a análise espacial dos dados recorreu-se ao software de Sistemas de Informação Geográfica, ArcGis ® 9. version 9.3 licença Arcview. Como software de apoio foi utilizado para as bases de dados o programa de cálculo, Microsoft® Excel 2010.

2.2. Caracterização dos territórios

Após a marcação cartográfica, as características de cada um dos territórios foram cruzadas com a carta de uso do solo. Além disso, algumas características estáveis dos territórios foram registadas, tais como, a altitude, a estrutura da vegetação segundo a caracterização utilizada por Marti & Moral (2004) e a composição florística dos habitats de acordo com Jansen (2002).

2.3. Registo dos sinais acústicos

Este estudo foi baseado em gravações intensivas de 8 machos de Laverca em cada um dos 3 locais de amostragem.

As gravações dos cantos dos 24 indivíduos machos, em estudo, foram efectuadas de Fevereiro a Julho de 2011. Foi gravado um mínimo de 30 minutos de cantos de cada macho, contabilizando um total de tempo de gravações superior de 12 horas e um total de 490 gravações.

Não foi possível anilhar os machos, uma vez que as Lavercas têm como característica serem extremamente difíceis de capturar durante o período reprodutor (Briefer *et al*, 2008b), no entanto e tendo em conta que a tenacidade dos indivíduos ao território é bastante forte durante este período (Deliuss 1965), é possível identificar facilmente os indivíduos pela observação da sua posição e movimentos, principalmente quando estão a realizar cantos em voo (Briefer *et al*, 2008b).

Deste modo, atendendo à estabilidade dos territórios das Lavercas e tendo em conta a necessidade de individualizar cada macho, assegurando a sua identidade, as gravações apenas foram efectuadas/ validadas quando se cumpriram alguns critérios fundamentais previamente definidos:

- 1) Apenas foi efectuada gravação quando se manteve o contacto visual com o macho durante todo o canto;
- 2) Apenas foi efectuada gravação quando foi possível confirmar visualmente que o indivíduo macho a partir do centro do seu território (previamente mapeado) se elevou no ar a realizar um canto em voo;
- 3) Apenas se validou uma gravação quando foi possível confirmar visualmente que o indivíduo macho se manteve durante todo o canto em voo dentro dos limites do seu território.
- 4) Apenas se validou uma gravação quando foi possível confirmar visualmente que o indivíduo macho, após término da sua exibição de canto em voo, regressava ao solo, pousando no interior do seu território.

As gravações foram efectuadas o mais próximo possível do emissor, durante as primeiras horas do dia, de modo a amostrar o pico de actividade vocal diária da espécie.

As gravações foram realizadas com o auxílio dum gravador áudio digital Marantz PMD 661 e microfone uni-direccional Sennheiser Beyerdynamic MC 836 PV. Foram ainda efectuados outros registos relativos aos comportamentos dos animais amostrados, tais como a observação de comportamentos antagonísticos, agonísticos, adultos com alimento no bico e alimentação de crias, tanto do machos gravados como de outros machos de territórios limítrofes. As gravações foram realizadas um formato Wave em 44,1 KHz.

3. Análise de dados

3.1. Análise dos sons

Seleccionou-se aleatoriamente 10% dos cantos gravados em condições de serem analisados, de cada macho, divididos em trechos de 30 segundo.

A análise dos espectrogramas (anexo 1) foi efectuada com recurso ao programa Avisoft SASLab Pro versão 5.1.28, com as seguintes opções dos parâmetros:

- *FFT Length* (comprimento da transformação do domínio da frequência): 512
- *Window* (Tipo de janela): Flat top
- *Frame size* (Tamanho da janela): 50%
- *Overlap*: 75%
- *Threshold* entre sílabas: 25 ms

O processo de tratamento de cada canto iniciou-se com a realização dum filtro (Time Domain Filter - FIR) afim de se remover o ruído ambiente abaixo dos 0,5 kHz e acima dos 8,5 kHz.

De seguida foram analisados 7 parâmetros para cada unidade de canto (sílabas) (tabela 1). A caracterização de cada sílaba foi efectuada segundo cada um dos parâmetros extraídos directamente do programa, ajustados manualmente e armazenados posteriormente numa folha de cálculo.

Tabela 1 – Parâmetros registados em cada sílaba.

Parâmetros quantitativos	
Parâmetros temporais (ms)	
	Duração das sílabas
	Intervalo entre sílabas
	Número de sílabas
Parâmetros de frequência (Hz)	
	Frequência mínima
	Frequência máxima
	Frequência máxima energia
	Bandwidth*

*Diferença entre a frequência máxima e a mínima

3.2. Análise estatística

Foi utilizado o *Software* estatístico SPSS, (v. 14; SPSS Inc., Chicago, IL), para todas as análises estatísticas. Todas as variáveis das componentes de som foram testadas quanto à normalidade segundo o teste *Sample Kolmogorov-Smirnov*. Uma vez que nenhuma das variáveis apresentava uma distribuição normal, testaram-se várias transformações que se aplicavam às características das variáveis em estudo ($\ln y$, \sqrt{y} , $\frac{1}{y+1}$, $\log_{10} x$, $y^{1-K/2}$). Nenhuma das transformações permitiu apresentar distribuição normal. Deste modo, e com o objectivo de aumentar a variabilidade da amostra das componentes de som, optou-se por diminuí-la, seleccionando de forma aleatória 1 linha da base de dados global de cada indivíduo. Testou-se a normalidade das variáveis a partir do teste *Sample Kolmogorov-Smirnov*. As variáveis que não apresentaram distribuição normal mesmo após novas tentativas de normalização das variâncias (*Bandwidth* - diferença entre a frequência máxima e a mínima) foram excluídas da análise seguinte.

Uma vez que, nesta fase, as variáveis cumpriam a premissa da normalidade aplicou-se uma regressão linear simples entre cada variável dependente e a altitude dos territórios de nidificação dos machos gravados. As regressões lineares simples, a partir do método de selecção de variáveis *ENTER*, foram utilizadas para obter um modelo parcimonioso que permitisse prever os valores das componentes de som em função da altitude. O pressuposto da homogeneidade foi validado graficamente e a independência foi validada com a estatística de Durbin-Watson como descrito em Maroco (2005; 2010). No anexo 3 apresentam-se os *outputs* do *software*.

Por outro lado, e uma vez que ruído ambiente pode afectar a amplitude e a frequência do som das aves (Slabbekoorn & den Boer-Visser, 2006; Wood & Yezerinac, 2006), e como existe uma variação altitudinal do ruído associado à velocidade do vento (Snell-Road & Badyaev, 2008), houve especial cuidado no tratamento do efeito desta variável ambiental, de modo a não camuflar a verdadeira relação entre a altitude e as características dos cantos. Para averiguar qual a relação das características dos cantos com a velocidade do vento (e implicitamente com o ruído que lhe está associado) aplicou-se uma regressão linear simples entre cada variável dependente e a velocidade do vento registada no momento da gravação dos cantos. No anexo 3 apresentam-se os *outputs* do *software*.

Depois de analisadas individualmente em função da altitude e da velocidade do vento, as variáveis dependentes foram combinadas através de duas *Análises de Componentes Principais* (PCA – *Principal Components Analysis* ou CATPCA no SPSS). Uma PCA incluiu as quatro variáveis de frequência (frequência máxima, frequência mínima, frequência máxima energia e *bandwidth*) e a restante PCA incluiu as três variáveis temporais (duração das sílabas, intervalo entre sílabas e número de sílabas). Usou-se como critério de retenção das variáveis a regra do *eigenvalue* superior a 1, em consonância com o *Scree-plot*. A consistência interna de cada componente foi medida com o α de Cronbach. No anexo 3 apresentam-se os *outputs* do programa. As componentes principais de cada PCA foram utilizadas nas análises subsequentes (Maroco, 2010).

Todas as componentes principais foram testadas quanto à sua normalidade segundo o teste *Sample Kolmogorov-Smirnov*. Uma vez que, nesta fase, as variáveis cumpriam todos os pressupostos necessários (independência dos erros, distribuição normal e homogeneidade) foi investigado o efeito dum conjunto de variáveis ambientais independentes, através de regressões lineares múltiplas. As regressões lineares múltiplas a partir do método de selecção de variáveis *ENTER* foram utilizadas para obter um modelo parcimonioso que permitisse prever os valores das componentes de som em função das variáveis independentes, incluindo variáveis abióticas (altitude dos territórios de reprodução, pressão atmosférica, temperatura do ar, velocidade do vento e humidade relativa), características do habitat preferencial (estrutura da vegetação e tipo de habitat), potenciais competidores (número de Laverças macho com territórios limítrofes, número de Laverças macho a cantar simultaneamente e número de machos de outras espécies a cantar simultaneamente) e com a perturbação (tipo e grau de perturbação). O pressuposto da homogeneidade foi validado graficamente e a independência foi validada com a estatística de Durbin-Watson como descrito em Maroco (2005).

Utilizou-se o *VIF* (*Variance Inflation Factor*) para avaliar a multicolinearidade, tendo-se eliminado a variável Pressão atmosférica da análise por serem fortemente colinear com a altitude, a variável chave do modelo. Considerou-se para todas as análises uma probabilidade de erro tipo I (α) de 0,05. No anexo 3 apresentam-se os *outputs* do *software*.

IV. RESULTADOS

1. Localização e densidade de territórios

A figura 3 apresenta os territórios dos machos de Laverças identificados no Cabeço dos Corvos, na estação de amostragem do patamar inferior de reprodução (≈ 1000 metros de altitude).

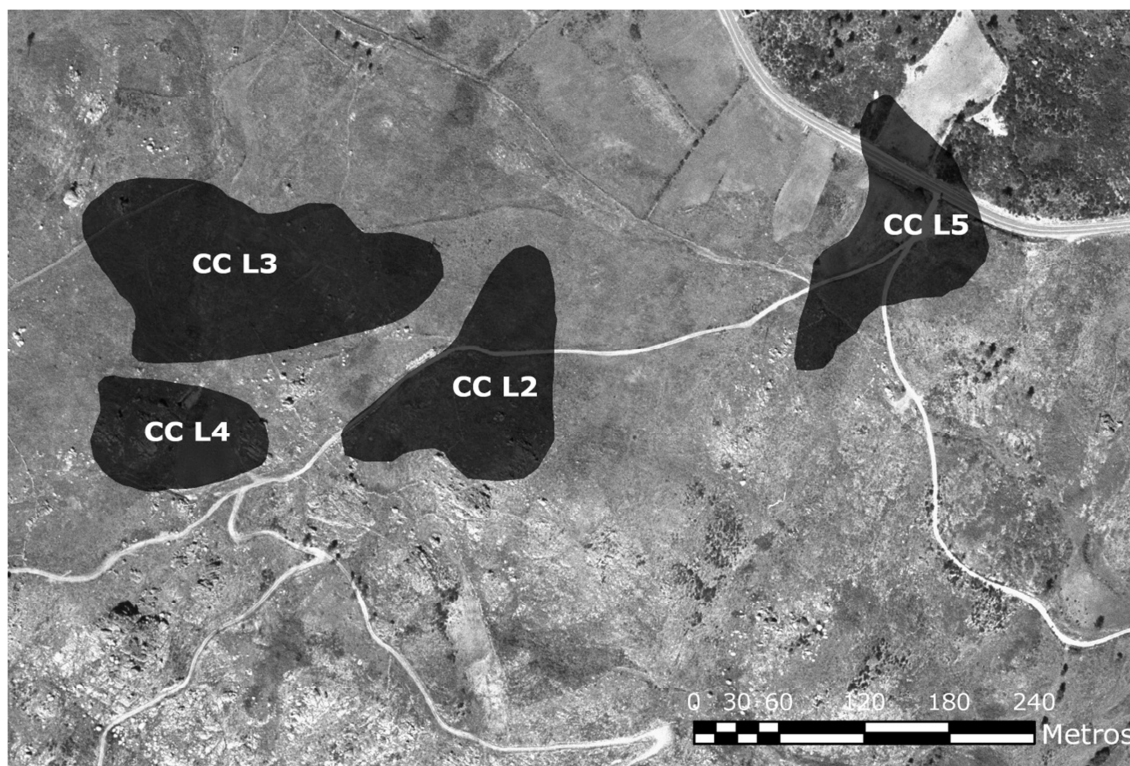


Figura 3. Representação cartográfica dos territórios dos machos de Laverças identificados no Cabeço dos Corvos, através do método-dos-mapas, na estação de amostragem do patamar inferior de reprodução (≈ 1000 metros de altitude) (Nota: Apenas estão numeradas as laverças cujos os cantos foram tratados).

A figura 4 apresenta os territórios dos machos de Laverças identificados no Cabeço de Santo Estevão, na estação de amostragem do patamar inferior de reprodução (≈ 1000 metros de altitude).

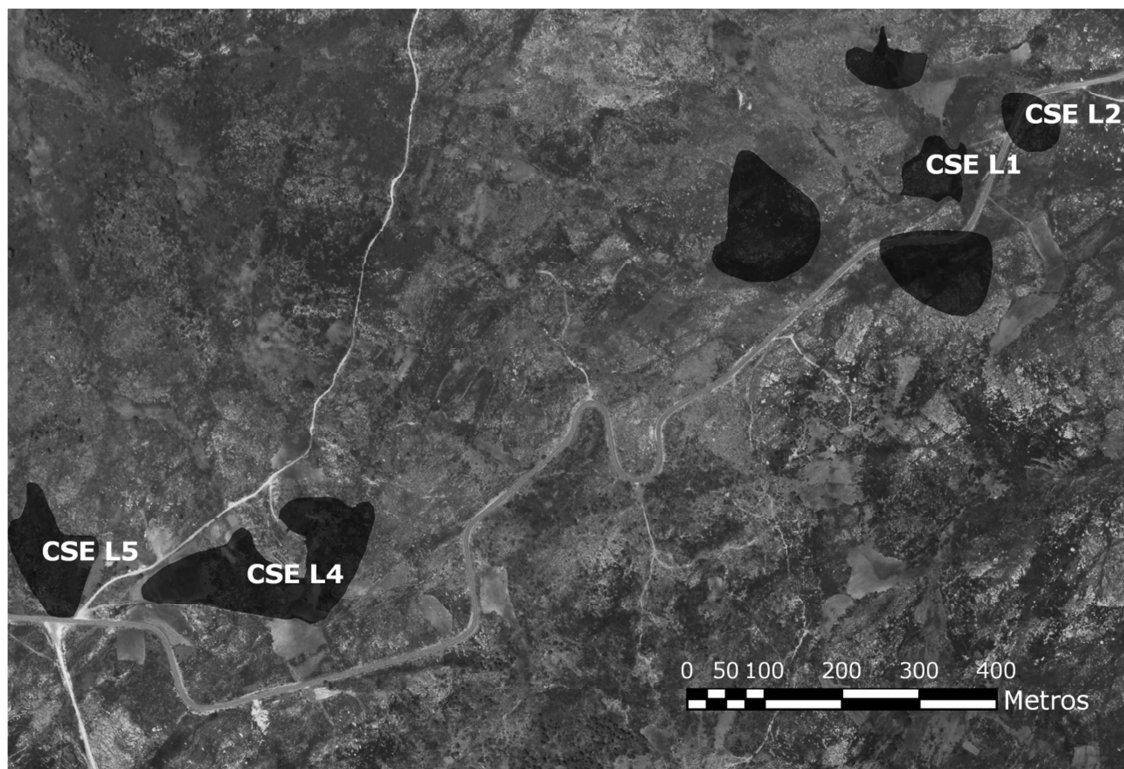


Figura 4. Representação cartográfica dos territórios dos machos de Laverças identificados no Cabeço de Santo Estevão, através do método-dos-mapas, na estação de amostragem do patamar inferior de reprodução (≈ 1000 metros de altitude) (Nota: Apenas estão numeradas as laverças cujos os cantos foram tratados).

De acordo com o número de territórios em função da área prospectada a densidade de territórios no patamar inferior de reprodução, durante a época de nidificação, é 0,14 territórios/ha.

A figura 5 apresenta os territórios dos machos de Laverças identificados no Chão das Barcas, na estação de amostragem do patamar intermédio de reprodução (≈ 1450 metros de altitude).

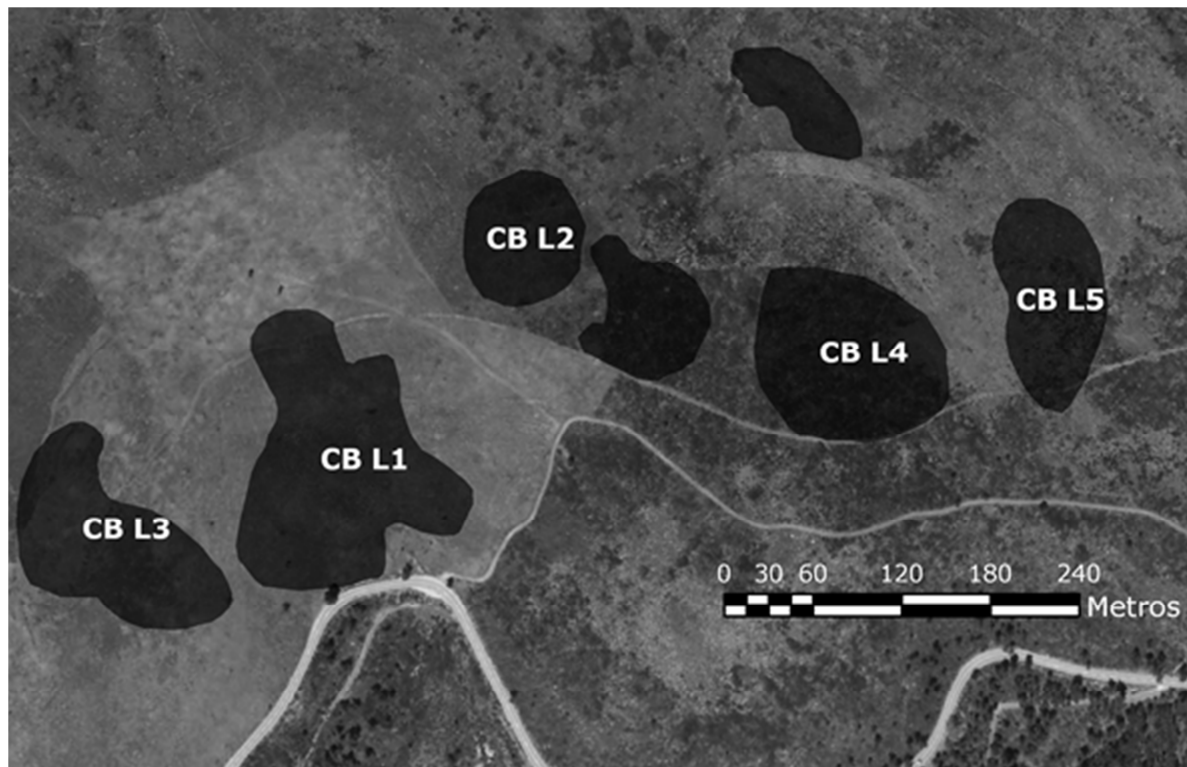


Figura 5. Representação cartográfica dos territórios dos machos de Laverças identificados no Chão da Barcas, através do método-dos-mapas, na estação de amostragem do patamar intermédio de reprodução (≈ 1450 metros de altitude) (Nota: Apenas estão numeradas as laverças cujos os cantos foram tratados).

A figura 6 apresenta os territórios dos machos de Laverças identificados nos Campos Romão, na estação de amostragem do patamar intermédio de reprodução (≈ 1450 metros de altitude).



Figura 6. Representação cartográfica dos territórios dos machos de Laverças identificados nos Campos Romão, através do método-dos-mapas, na estação de amostragem do patamar intermédio de reprodução (≈ 1450 metros de altitude) (Nota: Apenas estão numeradas as laverças cujos os cantos foram tratados).

De acordo com o número de territórios em função da área prospectada, a densidade de territórios no patamar intermédio de reprodução, durante a época de nidificação, é 0,26 territórios/ha.

A figura 7 apresenta os territórios dos machos de Laverças identificados na Torre, na estação de amostragem do patamar superior de reprodução (≈ 1993 metros de altitude).

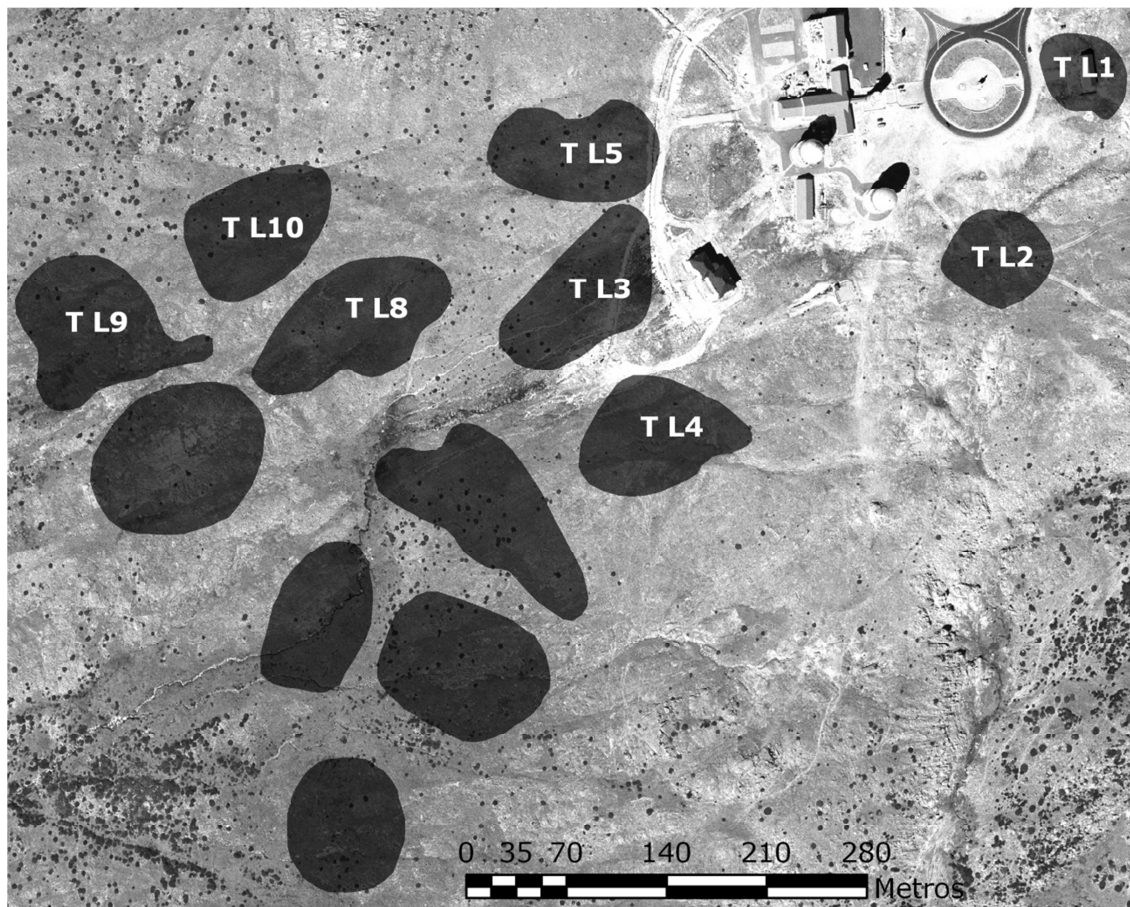


Figura 7. Representação cartográfica dos territórios dos machos de Laverças identificados na Torre, através do método-dos-mapas, na estação de amostragem do patamar superior de reprodução (≈ 1993 metros de altitude) (Nota: Apenas estão numeradas as laverças cujos os cantos foram tratados).

De acordo com o número de territórios em função da área prospectada a densidade de territórios no patamar superior de reprodução, durante a época de nidificação, é 0,52 territórios/ha.

2. Análise acústica

Todos os resultados que se seguem referem-se à análise acústica do canto territorial das Laverças macho em exibições em voo.

2.1. Descrição geral dos cantos dos indivíduos em estudo

No global dos cantos dos indivíduos em estudo, a energia distribui-se entre os 510 (frequência mínima mais baixa encontrada) e os 3980 Hz (frequência máxima mais elevada). Ainda assim a frequência mínima apresentou uma média de $1986,065 \pm 431,739$ Hz (média \pm SD, variação 510/3560 Hz, N=14617), e a frequência máxima de $2507,744 \pm 437,414$ Hz (média \pm SD, variação 890/3980 Hz, N=14617) (tabela 1 do anexo 2). As sílabas apresentaram um “*bandwidth*” médio a rondar os $515,472 \pm 108,168$ Hz (média \pm SD, variação 280/3140 Hz, N=14617), sendo a frequência de máxima energia aplicada em média a $2196,989 \pm 433,890$ Hz (média \pm SD, N=14617), variando entre os 650 e os 3700 Hz (tabela 1 do anexo 2).

Na figura 8 está representada a correlação entre a frequência de máxima energia e as frequências mínima e máxima.

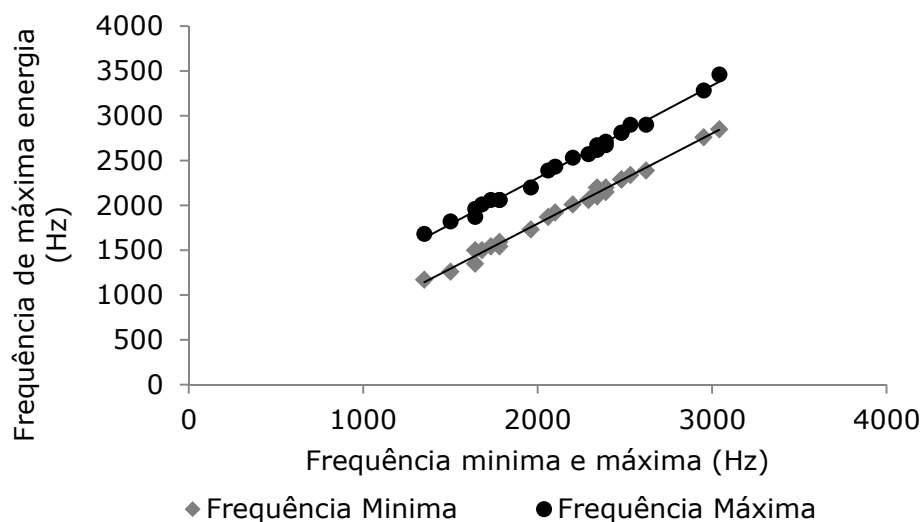


Figura 8. Correlação entre a frequência de máxima energia (Hz) e as frequências mínima (Hz) e máxima (Hz).

A frequência de máxima energia encontra-se significativamente correlacionada com a frequência mínima e com a frequência máxima, ($r=0,997$, $N1 = N2= 24$, $p= 0,00$ e $r=0,997$, $N1 = N2= 24$, $p= 0,00$ respectivamente).

A figura 9 ilustra a correlação entre a duração das sílabas e intervalo entre sílabas.

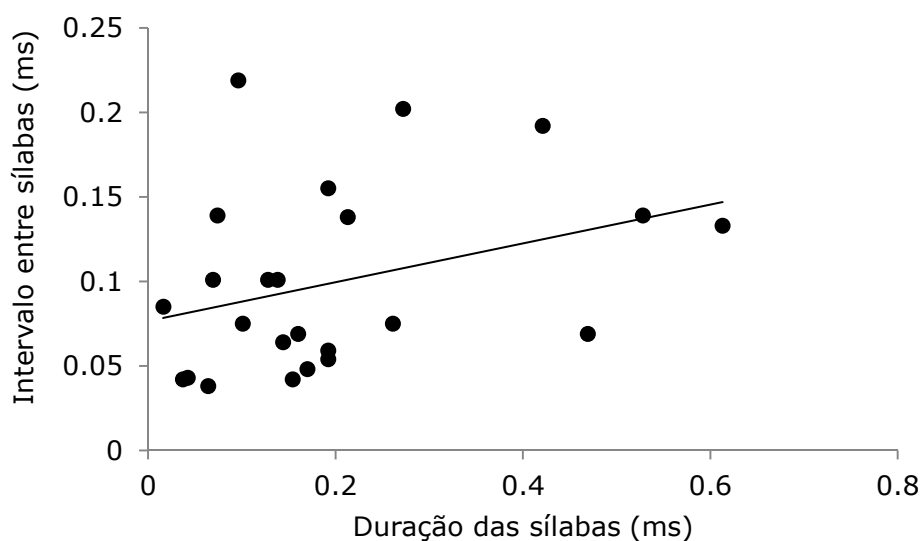


Figura 9. Correlação entre a duração das sílabas (ms) e o intervalo entre sílabas (ms).

Relativamente à duração das sílabas, esta variou entre os 0,005 e os 1,029 ms, sendo a duração média das sílabas dos cantos gravados na área de estudo, $0,199 \pm 0,154$ ms (média \pm SD, N=14617). O tempo de intervalo entre as sílabas foi, em média, $0,098 \pm 0,066$ ms (média \pm SD, N=14617), podendo variar entre 0,011 e 3,195 ms. As aves estudadas cantaram com uma taxa de 203,01 sílabas por minuto, tendo emitido sons (sílabas) em cerca de 66,99% do tempo em que permaneceram a cantar (aproximadamente dois terços).

Apesar de existir uma tendência para uma relação positiva entre a duração das sílabas e o intervalo entre sílabas os resultados não se mostraram significativos ($r=0,340$, $N_1 = N_2 = 24$, $p=0,104$).

A representação gráfica da figura 10 mostra a correlação entre o número médio de sílabas (nº sílabas/ minuto) e a duração média das sílabas.

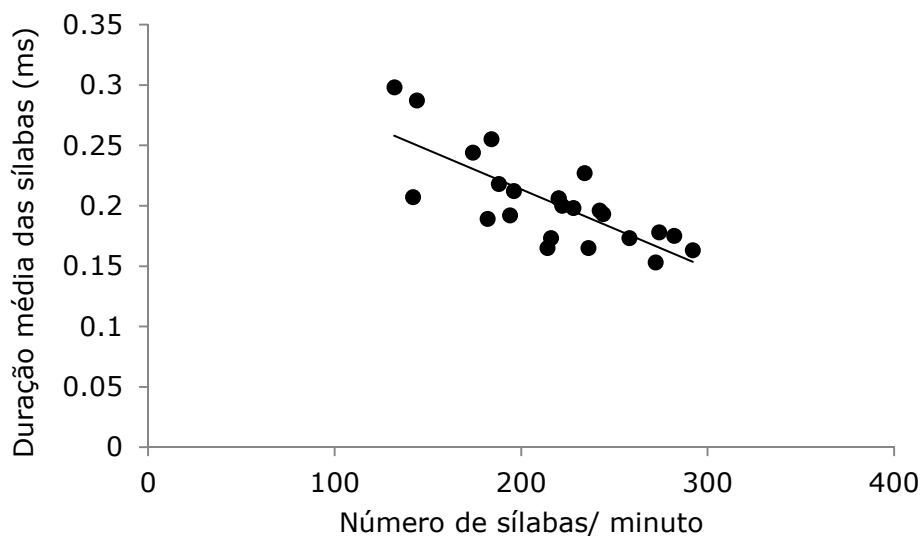


Figura 10. Correlação entre o número médio de sílabas (nº sílabas/ minuto) e a duração média das sílabas (ms).

Contrariamente aos resultados da figura anterior, a correlação entre o número de sílabas por unidade de tempo e a duração média das sílabas mostra-se significativamente negativa ($r=-0,764$, $N1 = N2= 24$, $p=0,00$).

A figura 11 mostra a correlação entre o número médio de sílabas (nº sílabas/ minuto) e o intervalo médio entre sílabas.

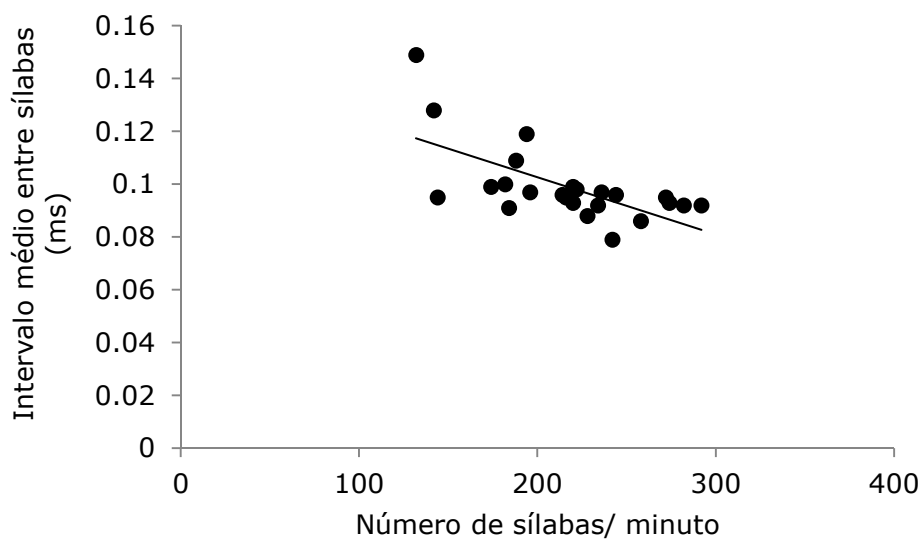


Figura 11. Correlação entre o número médio de sílabas (nº sílabas/ minuto) e o intervalo médio entre sílabas (ms).

Tal como acontece no gráfico anterior, o número médio de sílabas por unidade de tempo e o intervalo médio entre sílabas mostra-se significativamente negativo ($r=-0,650$, $N_1 = N_2 = 24$, $p=0,01$).

2.2. Componentes temporais dos cantos

A tabela 2 representa o resultado das regressões lineares simples das variáveis de tempo em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento.

Tabela 2. Regressão linear simples das variáveis de tempo em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento (implicitamente relacionado com o ruído ambiente do ecossistema de montanha). b_{st} - Coeficiente de regressão padronizado.

Variáveis de tempo	Variáveis independentes													
	Altitude dos territórios de reprodução						Velocidade do vento							
	b_{st}	T	P		R^2_a	F	P	b_{st}	t	P		R^2_a	F	P
Duração das sílabas	-0,098	-0,464	0,647		-0,035	0,215	0,647	-0,078	-0,366	0,718		-0,039	0,134	0,718
Intervalo entre sílabas	0,083	0,392	0,699		-0,038	0,154	0,699	-0,227	-1,091	0,287		0,008	1,191	0,287
Número de sílabas	-0,152	-0,719	0,480		-0,021	0,517	0,480	0,101	0,476	0,639		-0,035	0,227	0,639

Nenhuma das regressões lineares simples permitiu identificar a altitude e a velocidade do vento como predictores significativos das variáveis dependentes.

Na tabela 3 apresentam-se os resultados extraídos da aplicação de uma análise CATPCA às variáveis de tempo do canto das Laverças, reproduzindo os “pesos” de cada variável em cada componente, a percentagem de variância explicada e a consistência interna.

Tabela 3. Componentes principais de tempo, extraídas da análise CATPCA, com os respectivos *eigenvalues*, % variância explicada, α da Cronbach e os pesos de cada variável. As duas componentes extraídas explicam 94,24% da variância total.

Variáveis	Componentes	
	1 ^a Componente	2 ^a Componente
Intervalo entre sílabas	0,628	0,750
Número de sílabas	-0,668	0,712
Duração das sílabas	0,958	0,005
<i>Eigenvalue</i>	1,758	1,069
Variância explicada	58,61%	35,65%
α de Cronbach	0,647	0,097

Através do resultado da Análise de Componentes Principais (CATPCA) e de acordo com a regra do *eigenvalue* superior a 1, é possível resumir a informação relacional entre as variáveis em duas componentes ortogonais que explicam 94,24% da variância total das variáveis de tempo originais (duração das sílabas, intervalo entre sílabas e número de sílabas).

De acordo com os pesos de cada variável em cada componente é possível verificar que a Duração das sílabas (0,958) e Intervalo entre sílabas (0,628) são muito elevados na 1^a componente; por outro lado o Número de sílabas tem um peso elevado nesta componente mas no sentido oposto à das restantes variáveis (-0.668). Na 2^a componente o intervalo entre sílabas (0,750) e o número de sílabas (0,712) apresentam um grande peso. Este resultado aponta para que o aumento da primeira componente resulte na diminuição do número de sílabas e o aumento da segunda, resulte num aumento do número e do intervalo entre sílabas mas a duração das mesmas não deverá ser afectada. A primeira componente apresenta uma consistência interna muito elevada ($\alpha=0,647$), enquanto que a segunda

componente apresenta uma consistência interna muito reduzida ($\alpha=0,097$) reflectindo o peso elevado das três variáveis na primeira componente.

A figura 12 ilustra o posicionamento de cada indivíduo no mapa bidimensional das duas componentes retiradas, e a sua posição relativa às variáveis originais.

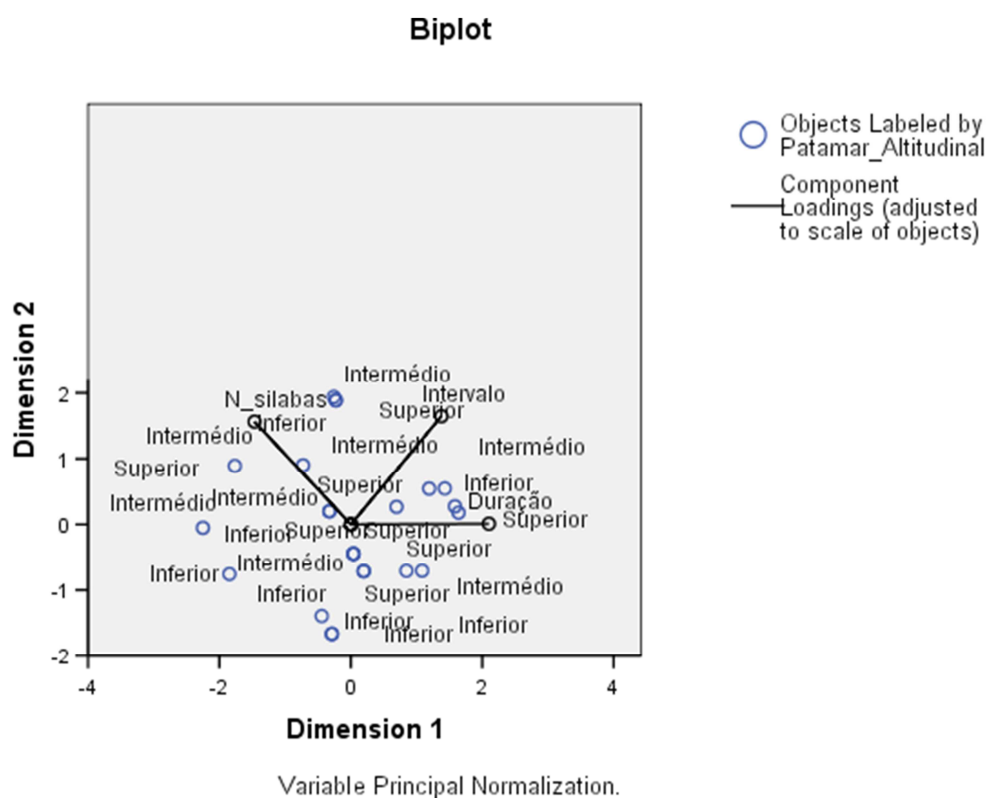


Figura 12. Posicionamento de cada indivíduo no mapa bidimensional definido pelas componentes principais retiradas e a sua posição relativa às variáveis originais, após a CATPCA. A primeira componente (PC1) explica 58,61% da variância total e a segunda componente (PC2) explica 35,65% da variância total.

De acordo com o posicionamento dos sujeitos no mapa bidimensional e os pesos das variáveis nas componentes é possível verificar que os indivíduos se organizam de forma homogênea em função das duas componentes principais não sendo possível estabelecer uma relação clara entre as novas componentes e os patamares altitudinais de nidificação das Laverças.

Na tabela 4 está representado o resultado das regressões lineares simples das componentes principais de tempo (resultantes do CATPCA) em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento.

Tabela 4. Regressão linear simples das componentes principais de tempo em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento (implicitamente relacionado com o ruído ambiente do ecossistema de montanha). b_{st} - Coeficiente de regressão padronizado.

Componentes de tempo	Variáveis Independentes											
	Altitude dos territórios de reprodução						Velocidade do vento					
	b_{st}	T	P	R^2_a	F	P	b_{st}	t	P	R^2_a	F	P
PC1	0,025	0,118	0,908	-0,045	0,014	0,908	-0,050	-0,235	0,816	-0,043	0,055	0,816
PC2	0,031	0,146	0,885	-0,044	0,021	0,885	-0,119	-0,564	0,579	-0,031	0,318	0,579

As regressões lineares simples não permitiram identificar as variáveis altitude e velocidade do vento como predictores significativos das componentes principais das características de tempo dos cantos das Laverças.

Na tabela 5 apresentam-se os resultados obtidos a partir das regressões lineares múltiplas das componentes principais de tempo em função das variáveis abióticas, das características do habitat, dos potenciais competidores e da perturbação.

Tabela 5. Regressão linear múltipla sobre os efeitos das variáveis abióticas, das características dos habitats, da presença de potenciais competidores e da perturbação, nas componentes principais das características temporais dos cantos da Laverça.

Variáveis Independentes		PC1_Tempo			PC2_Tempo		
		b_{st}	t	P	b_{st}	t	P
Variáveis abióticas	Velocidade do vento	-0,146	-0,561	0,581	-0,309	-1,204	0,243
	Altitude	0,096	0,385	0,705	0,023	0,092	0,928
	Humidade	0,568	1,718	0,102	-0,140	-0,428	0,673
	Temperatura	0,384	1,107	0,282	-0,513	-1,496	0,151
Total (r^2, F, P)		-0,041	0,602	0,699	-0,017	1,826	0,158
Características do habitat	Estrutura da vegetação	0,096	0,322	0,751	0,038	0,131	0,897
	Habitats	-0,045	-0,152	0,881	0,207	0,716	0,482
Total (r^2, F, P)		-0,089	0,056	0,946	-0,035	0,613	0,551
Potenciais competidores	Nº de Laverças a cantar	-0,067	-0,280	0,782	-0,593	-3,096	0,006
	Nº de outras espécies a cantar	0,136	0,607	0,551	-0,276	-1,533	0,141
	Nº de vizinhos	-0,099	-0,419	0,679	-0,011	-0,059	0,954
Total (r^2, F, P)		-0,113	0,224	0,879	0,281	3,993	0,022
Perturbação	Tipo de perturbação	0,213	0,613	0,546	-0,053	-0,158	0,876
	Grau de perturbação	-0,160	-0,461	0,649	0,319	0,948	0,354

Total (r^2, F, P)		-0,076	0,188	0,830	-0,10	0,866	0,427
---	--	--------	-------	-------	-------	-------	-------

Os valores a negrito indicam a significância estatística para $P < 0,05$

Nem a altitude dos territórios de nidificação nem os gradientes climáticos afectam as variáveis de tempo do canto das Laverças em estudo. Obteve-se o mesmo resultado para as características do habitat preferencial (estrutura da vegetação e tipo de habitat) e perturbação.

No entanto a regressão linear múltipla permitiu identificar a variável "Número de Laverças a cantar simultaneamente" ($b_{st} = -0,593$; $t_{22} = -3,096$; $p < 0,05$) como predictor significativo da PC 2 tempo. As restantes variáveis incluídas no modelo não são significativas. O modelo final ajustado é então:

$$PC_2_tempo = -36,626 - 0,142 \text{ Viz_cantar} + 0,680 \text{ Outras_sp_cantar} - 0,077N^{\circ}_viz.$$

Este modelo é significativo e explica uma porção da variabilidade da PC 2 tempo ($F_{(3;20)} = 3,993$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,281$).

2.3. Componentes de frequência dos cantos

Na tabela 6 está representado o resultado das regressões lineares simples das variáveis de frequência em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento.

Tabela 6. Regressão linear simples das variáveis de frequência em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento (implicitamente relacionado com o ruído ambiente do ecossistema de montanha). b_{st} - Coeficiente de regressão padronizado.

Variáveis de frequência	Variáveis independentes											
	Altitude dos territórios de reprodução			Valores do modelo			Velocidade do vento			Valores do modelo		
	b_{st}	T	P	R^2_a	F	P	b_{st}	t	P	R^2_a	F	P
Frequência de máxima energia	-0,041	-0,195	0,848	-0,035	0,055	0,647	0,095	0,446	0,660	-0,036	0,199	0,660
Frequência máxima	-0,050	-0,234	0,817	-0,043	0,055	0,817	0,113	0,535	0,598	-0,032	0,287	0,598
Frequência mínima	-0,060	-0,280	0,782	-0,042	0,078	0,782	0,102	0,483	0,634	-0,034	0,233	0,634

Nenhuma das restantes regressões lineares simples permitiu identificar a altitude e a velocidade do vento como predictores significativos das restantes variáveis dependentes.

Na tabela 7 estão representados os resultados extraídos da aplicação de uma análise CATPCA às variáveis de frequência do canto das Laverças, reproduzindo os “pesos” de cada variável em cada componente, a percentagem de variância explicada e a consistência interna.

Tabela 7. Componentes principais de frequência, extraídas da análise CATPCA, com os respectivos *eigenvalues*, % variância explicada, α da Cronbach e pesos de cada variável. As duas componentes extraídas explicam 99,99% da variância total.

Variáveis	Componentes	
	1 Componente	2 Componente
Frequência de máxima energia	0,994	-0,109
Frequência mínima	0,986	-0,168
Frequência máxima	0,993	-0,116
Bandwidth	0,432	0,902
<i>Eigenvalue</i>	3,133	0,867
Variância explicada	78,33%	21,68%
α de Cronbach	0,908	-0,205

Através do resultado da Análise de Componentes Principais (CATPCA) e de acordo com a regra do *eigenvalue* superior a 1, é possível resumir a informação relacional entre as variáveis em apenas uma componente ortogonal que explica 78,33% da variância total das variáveis de frequência originais (frequência de máxima energia, frequência mínima, frequência máxima e *bandwidth*).

Ainda assim, de acordo com os pesos de cada variável em cada componente é possível verificar que a Frequência de máxima energia (0,994), Frequência mínima (0,986) e Frequência máxima (0,993) são muito elevados na primeira componente; por outro lado, o *Bandwidth* tem um peso mais baixo nesta componente (0,432). A 2ª componente resume-se essencialmente ao *Bandwidth* uma vez que apenas esta variável tem um peso elevado (0,902).

A 1ª componente tem uma consistência elevada ($\alpha=0,908$) enquanto que para a 2ª componente a consistência interna é muito reduzida ($\alpha=-0,205$), reflectindo o facto de apenas uma variável (*Bandwidth*) saturar nesta componente.

A figura 13 ilustra o posicionamento de cada indivíduo no mapa bidimensional das duas componentes retiradas, e a sua posição relativa às variáveis originais.

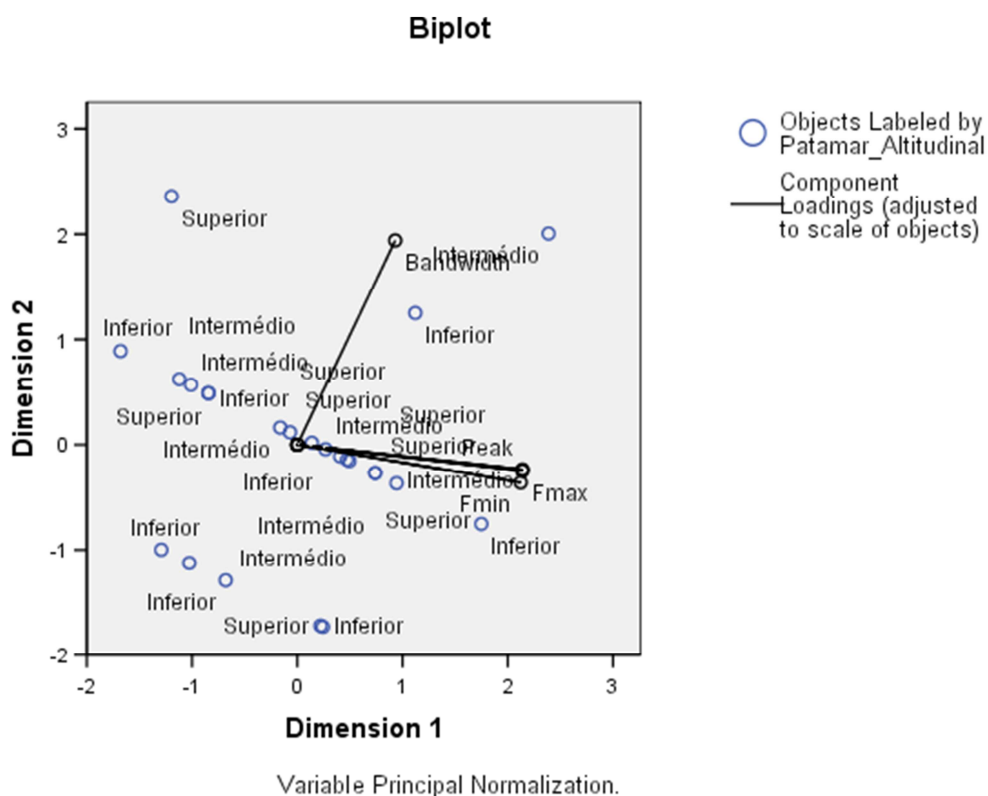


Figura 13. Posicionamento de cada indivíduo no mapa bidimensional definido pelas componentes principais retiradas e a sua posição relativa às variáveis originais, após a CATPCA. A primeira componente (PC1) explica 78,33% da variância total e a segunda componente (PC2) explica 21,67% da variância total.

De acordo com o posicionamento dos indivíduos no mapa bidimensional e os pesos das variáveis nas componentes é possível verificar que os indivíduos se organizam de forma homogénea em função das duas componentes principais, não sendo possível estabelecer uma relação clara entre as novas componentes e os patamares altitudinais de nidificação das Laverças.

Na tabela 8 está representado o resultado das regressões lineares simples da 1ª componente principal de frequência (a única com *eigenvalue* superior a 1) em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento.

Tabela 8. Regressão linear simples da componente principal de frequência em função da altitude dos locais de reprodução e da velocidade do vento (implicitamente relacionado com o ruído ambiente do ecossistema de montanha). b_{st} - Coeficiente de regressão padronizado.

Componente de frequência	Variáveis Independentes											
	Altitude dos territórios de reprodução						Velocidade do vento					
	b_{st}	T	P	R_a^2	F	P	b_{st}	t	P	R_a^2	F	P
PC1	-0,028	-0,132	0,896	-0,045	0,017	0,896	0,124	0,585	0,565	-0,029	0,342	0,565

As regressões lineares simples não permitiram identificar as variáveis altitude e velocidade do vento como predictores significativos da componente principal das características de frequência dos cantos das Laverças.

Na tabela 9 apresentam-se os resultados obtidos a partir das regressões lineares múltiplas da componente principal de frequência em função das variáveis abióticas, das características do habitat, dos potenciais competidores e perturbação.

Tabela 9. Regressão linear múltipla dos efeitos da altitude dos locais de reprodução, das variáveis abióticas, das características dos habitats, da presença de potenciais competidores e da perturbação na componente principal das características de frequência dos cantos da Laverça.

Variáveis Independentes		PC1_frequência		
		b_{st}	t	P
Variáveis abióticas	Velocidade do vento	0,199	0,751	0,462
	Altitude	-0,154	-0,608	0,550
	Humidade	-0,434	-1,289	0,213
	Temperatura	-0,374	-1,058	0,303
Total (r^2, F, P)		-0,083	0,424	0,826
Características do habitat	Estrutura da vegetação	-0,257	-0,881	0,388
	Habitats	0,276	0,949	0,353
Total (r^2, F, P)		-0,045	0,502	0,612
Potenciais competidores	Nº de Laverças a cantar	-0,014	-0,058	0,954
	Nº de outras espécies a cantar	0,217	0,987	0,335
	Nº de vizinhos	0,143	0,618	0,543
Total (r^2, F, P)		-0,074	0,474	0,704
Perturbação	Tipo de perturbação	-0,265	-0,769	0,451
	Grau de perturbação	0,255	0,739	0,468
Total (r^2, F, P)		-0,063	0,320	0,730

Nem a altitude dos territórios de nidificação nem os gradientes climáticos afectam a componente de frequência do canto das Laverças em estudo. Obteve-se o mesmo resultado para as características do habitat preferencial, potenciais competidores e perturbação.

V. DISCUSSÃO

De acordo com os resultados obtidos, é visível o aumento da densidade de territórios de Laverças com a altitude. Este facto, confirma a preferência pelas zonas de maior altitude, durante a época de reprodução (Horta, 2011), e dos prados de gramíneas de altitude em detrimento das charnecas (características das zonas de menor altitude da área de estudo) (Chamberlain, 2001; Meireles, 2006). Na verdade, os prados de montanha detêm das maiores densidades desta espécie (Chamberlain & Gregory, 1999).

Relativamente às características dos cantos, e no que respeita à gama de frequências dos indivíduos em estudo, foi possível verificar que apresentam frequências muito inferiores, comparado com o que vem referenciado para a espécie (Donald, 2004). Este facto poder-se-á dever à existência de dialectos que poderão diferir de população para população (Briefer *et al.*, 2007, Briefer *et al.*, 2010), e/ou às elevadas exigências energéticas do ecossistema de montanha, uma vez que cantar tem custos energéticos elevados que advêm não tanto do dispêndio energético directo (Oberweger & Goller 2001), mas principalmente do compromisso com actividades necessárias ao restabelecimento diário de reservas energéticas (McNamara *et al.*, 1987, Thomas 1999). Trabalhos recentes efectuados com outros grupos revelaram uma correlação significativamente negativa entre a frequência do som e a altitude (Kirschel *et al.*, 2009).

Tal como seria de esperar, a frequência de máxima energia e as frequências mínima e máxima, encontram-se correlacionadas positivamente. Pelo contrário, as características de frequência e de tempo não se encontram relacionadas. O grande reportório que a espécie apresenta e que está amplamente documentado (Simms, 1992; Fefelov, 1997; Donald, 2004; Briefer *et al.*, 2008) poderá ajudar a explicar estes resultados.

Quanto à duração das sílabas e o intervalo entre elas aparenta haver uma relação positiva. No entanto, esta relação pode estar relacionada com variadíssimos factores, tais como, as necessidades fisiológicas da ave, por exemplo, a respiração (Csicsáky, 1978) ou a própria melodia do canto da espécie.

Por outro lado, as relações entre a duração média das sílabas e o número de sílabas por minuto, e o intervalo médio entre sílabas e o número de sílabas por minuto são negativas, ou seja, quanto maior o número de sílabas produzido, menor a duração e o intervalo das sílabas, tal como seria de esperar.

Quando analisada especificamente a influencia da estrutura da vegetação nas características dos cantos, verificou-se, ao contrário do que está descrito para outras espécies (Endler, 1992) incluindo nos ecossistemas de montanha (Richards & Wiley, 1980), que este factor não é determinante para o canto desta espécie, tal como sugerido por Briefer *et al.* (2010), o que se deve ao facto da Laverca realizar a grande maioria dos seus cantos territoriais, em voo (Tryjanowski, 2000; Briefer *et al.*, 2010). Estes resultados também foram descritos por Snell-Rood e Badyaev (2008) não tendo encontrado diferenças no canto das aves em função dos gradientes da estrutura da vegetação que se estabelecem ao longo da altitude. O mesmo resultado foi obtido para o tipo de habitat. Este factor já estava descrito como de menor importância para a espécie, em termos de composição florística presente, em comparação com a estrutura da vegetação (Donald, 2004), apesar destes resultados atribuírem igual importância a ambos os factores para o canto das Lavercas.

A análise aos potenciais competidores revelou uma influência positiva nas componentes de tempo dos cantos das Lavercas no ecossistema de montanha, principalmente da presença de outras Lavercas com territórios limítrofes a cantar simultaneamente. O reconhecimento dos vizinhos como “queridos inimigos” está amplamente documentado nesta espécie, influenciando os seus cantos (Briefer *et al.*, 2008a; Briefer *et al.*, 2008b). Este facto, diminui os gastos energéticos e faz-se sentir em plena época de reprodução. Ainda assim, a relação entre os “queridos inimigos” não tem um padrão fixo, sendo bastante flexível e susceptível de evoluir com as circunstâncias sociais e ecológicas (Briefer *et al.*, 2008a; Briefer *et al.*, 2008b ; Briefer *et al.*, 2009; Briefer *et al.*, 2010).

O facto da perturbação se verificar, na área de estudo, ao longo de todo o gradiente altitudinal, como por exemplo a perturbação de origem humana (turismo, pastoreio, tráfego automóvel, desportos de inverno, etc.) deverá influenciar de igual modo o canto das Lavercas independentemente da altitude em que se encontram. Este facto poderá ajudar a explicar a inexistência de uma relação entre a perturbação e as características do canto das aves ao longo da altitude.

Quando analisadas as componentes temporais e de frequência em função da altitude e dos restantes factores abióticos (incluindo a velocidade do vento e implicitamente o ruído a ele associado) verificou-se, que não existe qualquer relação entre as características do canto e a altitude e os gradientes altitudinais existente na área de estudo. Este facto poderá sugerir que todos os indivíduos em estudo pertencem à mesma subpopulação, adaptada através da selecção natural a prosperar nas condições ambientais específicas do global da área de estudo. No entanto, outros autores, descobriram que a velocidade do vento e o ruído que lhe está associado

promove a produção de notas mais compridas (Lohr *et al.* 2003; Patricelli & Blickley, 2006) e uma ampla faixa de frequências, características supostamente típicas dos cantos emitidos em locais de maior altitude (Richards & Wiley, 1980).

Ao contrário do presente estudo, resultados de alguns trabalhos em aves ao longo de gradientes altitudinais, sugerem que a variação na intensidade da selecção sexual ao longo da altitude, pode conduzir a variações nos sinais acústicos (Coyne & Orr, 2004; Badyaev 1997, Badyaev & Ghalambor, 2001) como por exemplo, na redução da quantidade e duração dos sinais com a altitude (Snell-Rood & Badyaev, 2008), maior número de sílabas e/ou sílabas mais curtas (Podos *et al.* 2004). O facto do presente trabalho se ter baseado numa análise intraespecífica e em apenas uma população, poderá ter condicionado estes resultados.

VI. CONCLUSÃO

- Conclui-se que as características dos cantos da Laverca são independentes da altitude e dos gradientes altitudinais, incluindo o ruído ambiente associado à velocidade do vento.
- O número de vizinhos a cantar simultaneamente parece influenciar negativamente as componentes temporais, principalmente o número e o intervalo entre sílabas.
- Os resultados poderam apontar para que todos os indivíduos pertençam à mesma subpopulação, adaptada através da selecção natural a prosperar nas condições ambientais específicas do global da área de estudo.
- Concluiu-se ainda, que os gradientes ambientais que se estabelecem ao longo da altitude na área de estudo, não representam pressões selectivas intraespecíficas, suficientemente fortes, que pudessem influenciar a selecção sexual das fêmeas.
- Os resultados deste trabalho poderão indiciar que a altitude das montanhas de pequena e média dimensão da Península Ibérica não é suficientemente elevada para que se estabeleçam, na actualidade, barreiras selectivas, que levem ao aumento da variabilidade intraespecífica dentro das suas populações.
- A população de Lavercas da área de estudo apresenta, de um modo geral, frequências mais reduzidas do que o descrito para a espécie, o que sugere a necessidade de realização de mais estudos em gradientes altitudinais mais acentuados e em latitudes diferentes, de forma ser possível estabelecer comparações com o presente estudo que levem a confirmar se a altitude poderá influenciar a gama de frequência, número e duração das sílabas, quantidade e duração dos cantos desta espécie.

VII. BIBLIOGRAFIA

- Anderson, M. B. (1994). *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Andersson M. B. & L. W. Simmons (2006). *Sexual selection and mate choice*. Trends Ecol Evol 21:296–302.
- Andrew, D. G. (1952) *Flock of Skylarks singing on ground*. British Birds, 45: 408-409.
- Anich, N. M., Benson, T. J. & J. C. Bednarz (2009). *Estimating Territory and Home-Range Sizes: Do Singing Locations Alone Provide an Accurate Estimate of Space Use?* Journal of Field Ornithology 80:206–211.
- Aubin, T. (1982). *Habituation to territorial song in the skylark (Alauda arvensis L.): diversity and monotony*. Biology of Behaviour, 7: 353-362.
- Aubin, T. & J. C. Bremond (1983). *The process of species-specific song recognition in the skylark: an experimental study by means of synthesis*. Zeitschrift für Tierpsychologie, 61: 141-152.
- Badyaev A. V. (1997). *Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline Finches*. Oecologia 111:365–374.
- Badyaev A. V. & C. K. Ghalambor (2001). *Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity in birds*. Ecology 82:2948–2960.
- Badyaev A. V. & E. C. Snell-Rood (2006). *Rapid evolutionary divergence of environment-dependent sexual traits in speciation: a paradox?* Acta Zoology Sin 52:315–319.
- Bee, M. A., C. E. Kozich, K. J. Blackwell & H. C. Gerhardt (2001). *Individual variation in advertisement calls of territorial male Green Frogs, Rana clamitans: implication for individual discrimination*. Ethology 107:65-84.
- Beecher, M. D. (1991). *Successes and failures of parent-offspring recognition in animals*. In: *Kin Recognition* (Happner, P. G., Ed.), pp. 94-124. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bibby, C., Burgess, N., D. Hill & S. Mustoe (2000). *Bird Census Techniques*. Academic press. Second edition. London.
- Brackenbury, J. H. (1978). *A possible relationship between respiratory movements, syringeal movements and the production of song by skylarks Alauda arvensis*. Ibis, 120: 526-529.
- Briefer, E., Aubin T., Lehongre, K. & F. Rybak (2008a). *How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the Skylark Alauda arvensis*. Journal of Experimental Biology 211: 317-326.

- Briefer, E., Rybak, F. & T. Aubin (2008b). *When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, Alauda arvensis*. *Animal Behaviour*, 76, 1319-1325.
- Briefer E., Rybak F. & T.Aubin (2010a). *Are Unfamiliar Neighbours Considered to Be Dear-Enemies?* PLoS ONE 5(8): e12428.
- Briefer, E., Osiejuk, T. Rybak, F. & T. Aubin. (2010b). *Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach*. *Journal of Theoretical Biology*. 262 (2010) 151–164.
- Brindley, E. L. (1991). *Response of European robins to playback of songs: neighbor recognition and overlapping*. *Animal Behaviour* 41:503-512.
- Brown, A. J. (1986). *Hour long song flight by skylark*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Browne, S. J., Vickery, J. A & D. E. Chamberlain (2000). *Densities and population estimates of breeding Skylarks Alauda arvensis in Britain in 1997*. *Bird Study*, 47: 52-65.
- Butler, A. G. (1896-98). *British Birds with their Nests and Eggs*. Brumby & Clarke. London.
- Catry, P., Costa, H., Elias, G. & R. Matias (2010). *Aves de Portugal. Ornitologia do território continental*. Assírio & Alvim. Lisboa.
- Catchpole C. K. & P. J. B. Slater (2008). *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Second edition. Cambridge. Cambridge University Press.
- Chamberlain, D. E. (2001). *Habitat associations and trends in reproductive performance of skylark Alauda arvensis breeding in the uplands of UK*. In: *The ecology and conservation of skylarks Alauda arvensis*, (Donald, P.F. & Vickery, J.A. (eds)) 25-39. RSPB, Sandy.
- Chamberlain, D. E. & R. D. Gregory (1999). *Coarse and fine scale habitat association of breeding skylarks Alauda arvensis in the UK*. *Bird Study*, 46: 34-47.
- Chamberlain, D. E., Wilson, A. M., Browne, S. J. & J. A. Vickery (1999). *Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season*. *Journal of Applied Ecology*, 36: 856-870.
- Clark, R. B. (1947). *Seasonal fluctuations in the song of the sky-lark*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Coyne J. A. & H. A. Orr (2004). *Speciation*. Sinauer, Sunderland.
- Cresswell, W. (1994). *Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviors of skylark (Alauda arvensis) on attack by merlins (Falco columbarius)*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 217-223.

- Csicsáky, M. (1978). *The song of the skylark (Alauda arvensis) and its relation to respiration*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Dabelsteen, T., P. K. McGregor, M. Shepherd, X. Whittaker & S. B. Pedersen (1996). *Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in Great Tits?* Journal of Avian Biology 27:189-194.
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Delius, J. D. (1963). *Das Verhalten der Feldlerche*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Delius, J. D. (1965). *A population study of skylarks Alauda arvensis*. Ibis. 107: 466-492.
- Dillon, I. A., Morris, A. J. Bailey, C. M. & G. Uney (2009). *Assessing the vegetation response to differing establishment methods of 'Skylark Plots' in winter wheat at Grange Farm, Cambridgeshire, England*. Conservation Evidence, 6: 89-97.
- Donald, P. F. (2004). *The Skylark*. T & A D Poyser. London.
- Donald, P. F., de Ponte, M., Pitta Groz, M. J. & R. Taylor (2003). *Status, ecology, behaviour and conservation of Raso Lark Alauda razae*. Bird Conservation International, 13: 13-28.
- Elias, G. L., Reino, L. M., Silva, T., Tomé, R. & P. Geraldès (1999). *Atlas das Aves Invernantes do Baixo Alentejo*. Sociedade Portuguesa para o Estudo das Aves. Lisboa.
- Endler, J. A. (1992). *Signals, signal conditions, and the direction of evolution*. Ambient Nature 139: S125-S153.
- Fefelov (1997). *Fragments of bird sounds in songs of the Skylark Alauda arvensis and Starling Sturnus vulgaris in the Cis-Baikal Region*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Gerss, W. (1989a). *Estimating the average strophe length of the song of the skylark (Alauda arvensis)*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Gerss, W. (1989b). *Measuring influences on the strophe length of the song of the skylark (Alauda arvensis)*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Gibbons, D. W., Reid, J. B. & R. A. Chapman (1993). *The New Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland: 1888-91* In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T. & A. D. Poyser. London.
- Gilbert, G. & P. K. McGregor (1994). *Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species*. Journal of Field Ornithologie 65 (3): 335-348.

- Gil, D. & M. Gahr (2002). *The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits*. Trends in Ecology and Evolution 17:133-141.
- Haavie J, Borge T, Bures S, Garamszegi L. Z., Lampe H. M., Moreno J., Qvarnström A., Torok J. & G. P. Saetre (2004). *Flycatcher song in allopatry and sympatry—convergence, divergence, and reinforcement*. Journal of Evolution Biology 17:227–237.
- Hagemeijer, E. J. & M. J. Blair (eds.) (1997). *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. T & A D Poyser. London.
- Hailman, J. P. & M. S. Fincken (1996). *Comparative analyses of vocal repertoires, with reference to chickadees*. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Kroodsma, D. E. & E. H. Miller, Eds.). Ithaca: Cornell University Press.
- Harris D., Clarke J.H. & J. J. J. Wiltshire (2007). *Cost:Benefit analysis of the best practices for increased biodiversity*. The SAFFIE Project Report. ADAS, Boxworth, UK.
- Hedenström, A. (1995). *Song flights performance in the skylark Alauda arvensis*. Journal of Avian Biology, 26: 337-342.
- Hedenström, A. & T. Alerstam. (1996). *Skylark optimal flight speeds for flying nowhere and somewhere*. Behavioral Ecology , 7: 121-126.
- Herzon, I. (2007). *Ode to a Skylark: Agricultural intensification and farmland birds in the Baltic region*. Academic dissertation, University of Helsinki. Finland.
- Horta, P. (2011). *Adaptações da avifauna ao ecossistema de montanha*. M.S. thesis, Universidade de Aveiro, Portugal.
- Horta, P., Raposeira, H., Conde, J., Martins, F., A. Luís (2011). *Characterization of dispersive altitudinal movements of mountain birds*. Livro de resumos. 12th European Ecological Federation Congress. Ávila, 25-28 Setembro 2011.
- Hutchinson, J. M. C., McNamara, J. M. & I. C. Cuthill, (1993). *Song, sexual selection, starvation and strategic handicaps*. In: *Evolução de características sexuais secundárias no género Serinus (Aves, Fringillidae): canto e coloração* (Cardoso, G.) Tese de Doutoramento, Universidade de Coimbra.
- Hutchinson, J. & S. Griffith (2008). *Extra-pair paternity in the skylark Alauda arvensis*. Ibis, 150: 90 – 97.
- Irwin D. E. (2000). *Song variation in an avian ring species*. Evolution 54:998–1010.
- Jansen, J. (2002). *Geobotanical guide of the serra da Estrela*. Instituto da Conservação da Natureza – Parque Natural da Serra da Estrela. Manteigas, Portugal.

- Kirschel A. N., Blumstein, D. T., Cohen, R. E., Buermann, W. Smith, T. B. and H. Slabbekoorn (2009). *Birdsong tuned to the environment: green hylia song varies with elevation, tree cover, and noise*. Behavioral Ecology 20:1089–1095.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies (1993). *An introduction to Behavioural Ecology* (third edition). Oxford Blackwell Scientific Publications.
- Lambrechts, M. M. (1996). *Organization of birdsongs and constraints on performance*. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Kroodsman, D. E. & E. H. Miller, Eds.). Ithaca: Cornell University Press.
- Lange, H. (1951). *On the song-length of the sky-lark (Alauda arvensis L.)*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Lohr B., Wright T. F., R. J. Dooling (2003). *Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal*. Animal Behavior 65:763–777.
- Lups, P., Biber, O. & M. A. Nussbaumer (1993). *Did sexual dimorphism in Sky Larks Alauda arvensis evolve as a consequence of male song?* In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Maroco, J. (2005). *Intercept and slope estimator's consistency for three different type II Linear Regression Models. A Monte-Carlo simulation study with finite sample sizes*. In: *Análise estatística com utilização do SPSS* (Maroco, J. Eds.) 3ª edição. Edições Sílabo.
- Maroco, J. (2010). *Análise estatística com utilização do SPSS*. 3ª edição. Edições Sílabo.
- Marti, R. & J. C. Moral (Eds) (2004). *Atlas de las aves reproductoras de Espanha*. Direcção General de Conservação de la Naturaleza - Sociedade Espanola de Ornitologia. Madrid.
- Mather, M. H. & R. J. Robertson (1992). *Honest advertisement in flight displays of bobolinks (Dolichonyx oryzivorus)*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Mathies T. & R. M. Andrews (1995). *Thermal and reproductive biology of high and low elevation populations of the lizard Sceloporus scalaris: implications for the evolution of viviparity*. Oecologia 104:101–111
- McGregor, P. K., Holland, J. & M. Shepherd (1997). *The ecology of corn bunting Miliaria calandra song dialects and their potential use in conservation*. In: Donald, P. F. & Aebischer, N. J. (eds) *The ecology and conservation of corn bunting Miliaria calandra*, 76-87. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.

- McNamara, J. M., Mace, R. H. & A. I. Houston (1987). *Optimal routines of singing and foraging in a bird singing to attract a mate*. In: *Evolução de características sexuais secundárias no género Serinus (Aves, Fringillidae): canto e coloração* (Cardoso, G.) Tese de Doutoramento, Universidade de Coimbra.
- Meireles, C., Neiva, R., Correia, A. & C. P. Gomes (2006). *Guia de Habitantes do Parque Natural da Serra da Estrela*. Instituto da Conservação da Natureza.
- Møller, A. P. (1991). *Influence of wing and tail morphology on the duration of song flight in skylarks*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 28: 309-314.
- Møller A. P., Chabi Y., Cuervo J. J., De Lope F., Kilpimaa J., Kose M., Matyjasiak P., Pap P. L., Saino N., Sakraoui R., Schiverli L., J. von Hirschheydt (2006). *An analysis of continent-wide patterns of sexual selection in a passerine bird*. Evolution 60:856–868.
- Naguib, M. (1999). *Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales*. Animal Behaviour 58:1061-1067.
- Nussbaumer, M. A. (1992). *Die Messbarkeit kleiner Vogelskelette am Beispiel der Feldlerche Alauda arvensis nebst Angaben zum Geschlechtsdimorphismus am Skelett*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Oberweger, K. & F Goller (2001). *The metabolic cost of birdsong production*. In: *Evolução de características sexuais secundárias no género Serinus (Aves, Fringillidae): canto e coloração* (Cardoso, G.) Tese de Doutoramento, Universidade de Coimbra.
- Patacho, D. (1998). *Atlas das aves nidificantes da Serra da Nogueira*. Rel. Estágio, Instituto Politécnico de Bragança In: *Aves de Portugal. Ornitologia do território continental*. (Catre, P., Costa, H., Elias, G. & R. Matias) Assírio & Alvim. Lisboa.
- Patricelli G. L. & J. L. Blickley (2006). *Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment*. Auk 123:639–649.
- Pearce-Higgins, J. W. & M. C. Grant (2002). *The effects of grazing-related variation in habitat on the distribution of moorland skylarks Alauda arvensis and meadow pipits Anthus pratensis*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Pimenta, M. & M. L. Santarém (1996). *Atlas das Aves do Parque Natural da Peneda-Gerês*. Instituto da Conservação da Natureza. Porto.
- Podos J., Huber S. K., B. Taft (2004). *Bird song: the interface of evolution and mechanism*. Annu Rev Ecol Evolution Systems 35:55–87.
- Ratcliffe, J. & K. Otter (1996). *Sex differences in song recognition*. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Kroodsman, D. E. & E. H. Miller, Eds.). Ithaca: Cornell University Press.

- Reid, M. L. (1987). *Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich sparrows*. *Animal Behaviour* 35:1735-1743.
- Reid J. M., Arcese P., Cassidy A., Hiebert S. M., Smith J. N. M., Stoddard P. K., Marr A. B., L. F. Keller (2005). *Fitness correlates of song repertoire in free-living song sparrows (Melospiza melodia)*. *Ambient Nature* 165:299-310.
- Richards D. G. & R. H. Wiley (1980). *Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: Implications for animal communication*. *Ambient Nature* 115:381-399.
- Robinson, R. A., Wilson, J. D. & H. Q. P. Crick (2001). *The importance of arable habitat for farmland birds in grassland landscapes*. *Journal of Applied Ecology*, 38: 1059-1069.
- Rollin, N. (1943). *Sky-lark song*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Ruegg K., Slabbekoorn H., Clegg S., Smith T. B. (2006). *Divergence in mating signals correlates with ecological variation in the migratory songbird, Swainson's thrush (Catharus ustulatus)*. *Molecular Ecology* 15:3147-3156.
- Servedio M. R. (2004). *The evolution of premating isolation: local adaptation and natural and sexual selection against hybrids*. *Evolution* 58:913-924.
- Shuster S. M., Wade M. J. (2003). *Mating systems and strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- Simms, E. (1992). *Larks, Pipits and Wagtails*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Slabbekoorn H. & A. den Boer-Visser (2006). *Cities change the songs of birds*. *Current Biology* 16:2326-2331.
- Snell-Rood E. C & A. V. Badyaev (2008). *Ecological gradient of sexual selection: elevation and song elaboration in finches*. *Oecologia* 157:545-551.
- Snook R. R., Robertson A., Crudgington H. S., M. G. Ritchie (2005). *Experimental manipulation of sexual selection and the evolution of courtship song in Drosophila pseudoobscura*. *Behavior Genetics* 35:245-255.
- Stevenson H. (1866). *The birds of Norfolk*. In: *The Skylark*. (Donald, P. F.) T & A D Poyser. London.
- Stoddard, P. K. (1999). *Vocal recognition of neighbors by territorial passerines*. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Kroodsman, D. E. & E. H. Miller, Eds.). Ithaca: Cornell University Press.
- Suzuki, S., Tanioka, K., Uchimura, S. & T. Marumoto. (1952). *The hovering flight of skylarks*. *Journal of Agricultural Meteorology of Japan*, 7: 149-151.

- Svensson E. I., Eroukhmano V. F., Friberg M. (2006). *Effects of natural and sexual selection on adaptive population divergence and premating isolation in a damselfly*. *Evolution* 60:1242–1253.
- Thomas, R. J. (1999). *Two tests of a stochastic dynamic programming model of daily singing routines in birds*. In: *Evolução de características sexuais secundárias no género Serinus (Aves, Fringillidae): canto e coloração* (Cardoso, G.) Tese de Doutoramento, Universidade de Coimbra.
- Tryjanowski, P. (2000). *Ground song of the Skylark Alauda arvensis: frequency, temporal distribution and habitat dependence*. *Vogelwelt*, 121: 49-50.
- Ward S., Speakman J. R. & P. J. B. Slater (2003). *The energy cost of song in the canary, Serinus canaria*. *Animal Behavior* 66:893–902.
- Weibel, U. M. (1999). *Effects of wildflower strips in an intensively used arable area on skylarks (Alauda arvensis)*. PhD Thesis, Swiss Federal Institute of Technology Zurich.
- Wood W. E. & S. M. Yezerinac (2006). *Song sparrow (Melospiza melodia) song varies with urban noise*. *Auk* 123:650–659.
- Yarrell, W. (1861). *A History of British Birds*. Van Voorst. London.

VIII. ANEXOS

Anexo 1. Exemplo duma representação gráfica dos sinais acústicos de machos de Laverças, que nidificam em cada um dos patamares altitudinais estudados.

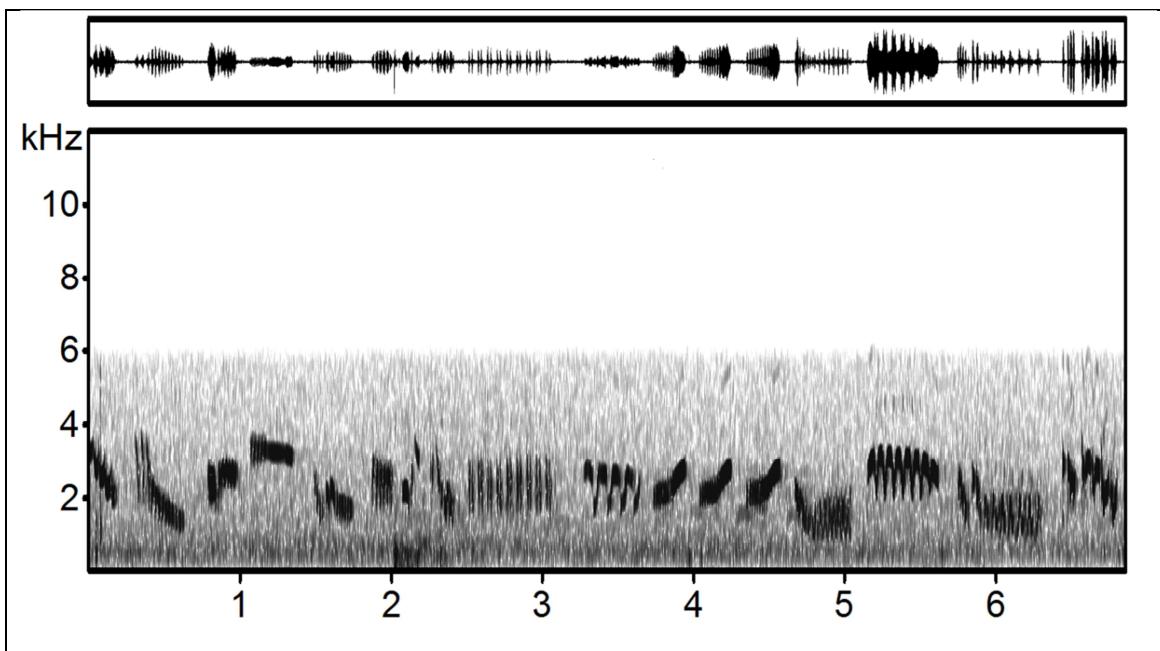


Figura 1. Exemplo duma representação gráfica dum trecho de canto da Laverca L1 CSE (Cabeço de Sto. Estevão), cujo território de reprodução se encontra na estação de 1000 metros de altitude.

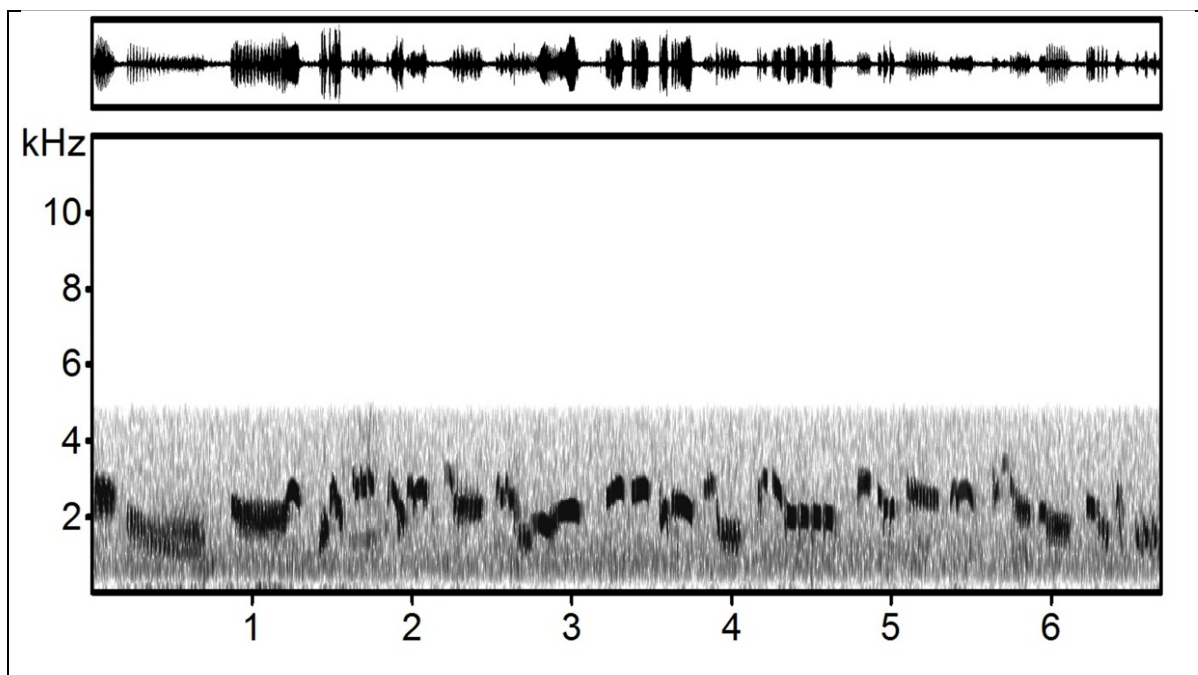


Figura 2. Exemplo duma representação gráfica dum trecho de canto da Laverca L5 CB (Chão das Barcas), cujo território de reprodução se encontra na estação dos 1450 metros de altitude.

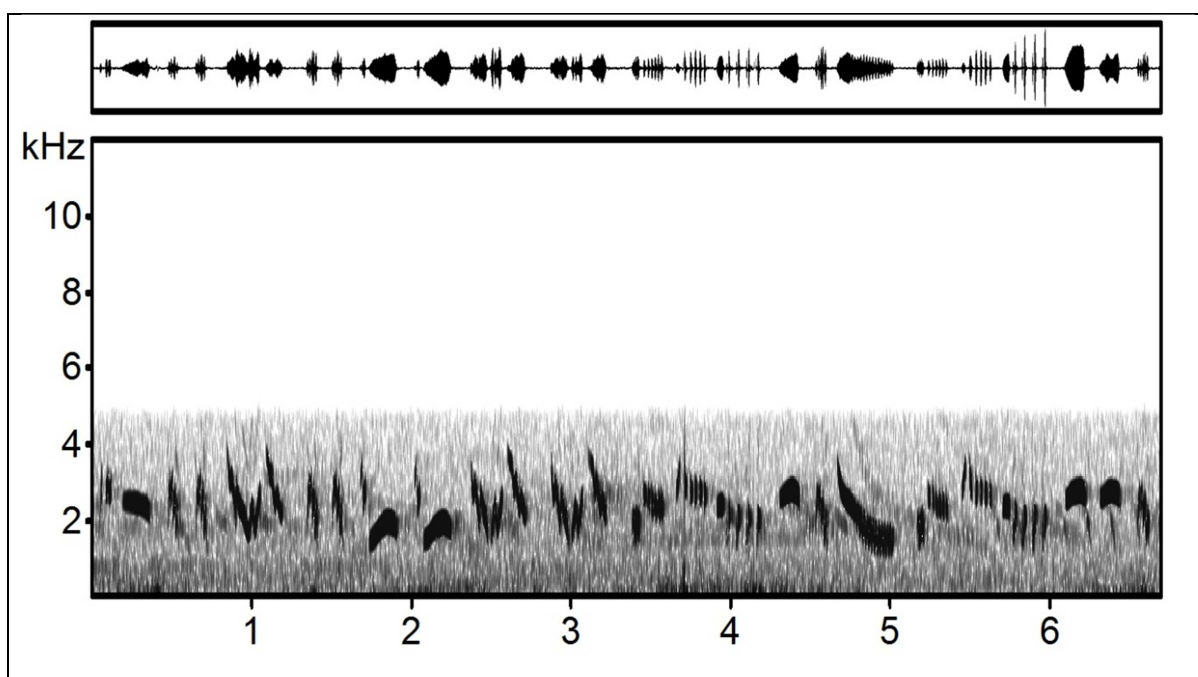


Figura 3. Exemplo duma representação gráfica dum trecho de canto da Laverca L8 T (Torre), cujo território de reprodução se encontra na estação dos 1993 metros de altitude.

Anexo 2. Apresentação dos valores médios (média \pm SD) e mediana de cada componente no canto de cada um dos indivíduos gravados, do total de cada estação de amostragem e no total da área de estudo.

Tabela 1. Valores médios (média \pm SD) e mediana de cada componente de som analisada no canto de cada um dos indivíduos gravados, do total da cada estação de amostragem e do total da área de estudo. As abreviaturas seguidas ao número de cada indivíduo correspondem ao local de amostragem correspondente (CC – Cabeço dos Corvos; CSE – Cabeço de Sto. Estevão; CR – Campos Romão; CB – Chão das Barcas; T - Torre).

	Indivíduos	Nº sílabas/mi n.		Duração dos Elementos (ms)	Amplitude de Máxima Energia (Hz)	Frequência Mínima (Hz)	Frequência Máxima (Hz)	Bandwidth (Hz)	Intervalo entre elementos (ms)
Estação 1000 m	L2 CC	237,333	Média \pm SD	0,173 \pm 0,168	2255,702 \pm 430,208	2021,489 \pm 435,831	2588,020 \pm 423,527	560,590 \pm 172,516	0,086 \pm 0,063
			Mediana	0,122	2250	1960	2570	510	0,08
	L3 CC	204,333	Média \pm SD	0,192 \pm 0,149	2179,380 \pm 487,559	1999,070 \pm 490,492	2482,349 \pm 436,200	477,259 \pm 148,446	0,119 \pm 0,147
			Mediana	0,16	2100	1960	2480	510	0,091
	L4 CC	189,667	Média \pm SD	0,227 \pm 0,139	2348,940 \pm 428,037	2138,286 \pm 421,680	2658,233 \pm 431,270	513,675 \pm 86,312	0,092 \pm 0,056
			Mediana	0,218	2365,000	2150,000	2670,000	510,000	0,086
	L5 CC	179,000	Média \pm SD	0,244 \pm 0,146	2290,503 \pm 381,241	2095,661	2607,151 \pm 369,369	505,270 \pm 63,827	0,244 \pm 0,146
			Mediana	0,224	2290	2100	2620	510	0,224
	L1 CSE	173,667	Média \pm SD	0,255 \pm 0,144	2304,004 \pm 366,432	2097,406 \pm 366,921	2609,944 \pm 367,814	506,429 \pm 43,580	0,091 \pm 0,060
			Mediana	0,213	2390	2150	2670	510	0,0825
	L2 CSE	157,000	Média \pm SD	0,287 \pm 0,166	2318,662 \pm 404,899	2113,355 \pm 406,723	2625,563 \pm 405,282	505,796 \pm 67,787	0,095 \pm 0,050
			Mediana	0,234	2340	2150	2670	510	0,085
	L4 CSE	210,000	Média \pm SD	0,196 \pm 0,209	2181,206 \pm 431,349	1954,937 \pm 429,687	2500,476 \pm 450,240	539,698 \pm 162,252	0,079 \pm 0,045

				Mediana	0,122	2100,000	1870,000	2430,000	510,000	0,070	
	L5 CSE		184,000	Média ± SD	0,218 ± 0,128	2068,188 ± 406,204	1859,982 ± 407,412	2372,826 ± 405,274	506,703 ± 46,749	0,109 ± 0,072	
				Mediana	0,211	2060,000	1820,000	2390,000	510,000	0,106	
	Total Estação	Média ± SD	191,875 ± 24,873	Média ± SD	0,220 ± 0,163	2240,222 ± 429,137	2030,987 ± 430,084	2553,275 ± 430,208	516,182 ± 118,722	0,096 ± 0,089	
		Media na	189,667	Mediana	0,181	2250,000	2010,000	2570,000	510,000	0,085	
Estação 1450 m	L5 CR		228,000	Média±SD	0,175 ± 0,142	2205,351 ± 464,249	1989,518 ± 452,891	2533,231 ± 476,334	537,076 ± 189,495	0,092 ± 0,049	
				Mediana	0,138	2150,000	1960,000	2480,000	510,000	0,085	
	L7 CR		241,333	Média ± SD	0,153 ± 0,136	2230,097 ± 486,209	2018,108 ± 486,182	2543,370 ± 486,783	519,240 ± 110,448	0,95 ± 0,073	
				Mediana	0,112	2200,000	2010,000	2530,000	510,000	0,085	
	L8 CR		194,667	Média±SD	0,212 ± 0,147	2116,233 ± 408,020	1897,637 ± 399,335	2427,192 ± 418,168	523,356 ± 123,959	0,097 ± 0,042	
				Mediana	0,181	2060,000	1820,000	2340,000	510,000	0,090	
	L1 CB		224,333	Média ± SD	0,173 ± 0,155	2195,186 ± 438,910	1985,691 ± 435,298	2505,319 ± 439,847	513,284 ± 72,806	0,095 ± 0,050	
				Mediana	0,122	2100,000	1920,000	2430,000	510,000	0,080	
	L2 CB		235,000	Média±SD	0,163 ± 0,138	2191,206 ± 447,848	1974,865 ± 446,597	2505,348 ± 455,816	524,043 ± 90,353	0,093 ± 0,053	
				Mediana	0,128	2150,000	1920,000	2480,000	510,000	0,085	
	L3 CB		197,000	Média ± SD	0,206 ± 0,153	2172,606 ± 444,328	1960,474 ± 440,635	2481,726 ± 452,577	514,704 ± 115,517	0,099 ± 0,045	
				Mediana	0,154	2100,000	1920,000	2430,000	510,000	0,090	
	L4 CB		225,000	Média±SD	0,165 ± 0,148	2230,667 ± 495,161	2010,133 ± 483,947	2541,259 ± 501,726	525,496 ± 108,601	0,097± 0,047	
				Mediana	0,122	2200,000	1960,000	2530,000	510,000	0,086	
	L5 CB		201,000	Média ± SD	0,200 ± 0,142	2169,718 ± 450,030	1962,355 ± 449,744	2475,290 ± 450,528	506,700 ± 61,192	0,098 ± 0,040	
				Mediana	0,154	2150,000	1920,000	2430,000	510,000	0,091	
		Total Estação	Média ± SD	218,292 ± 18,112	Média ± SD	0,179 ± 0,146	2191,608 ± 456,959	1977,517 ± 452,031	2504,534 ± 462,906	520,766 ± 115,699	0,096 ± 0,051

Estação 1993 m											
			Mediana	224,667	Mediana	0,138	2150,000	1920,000	2430,000	510,000	0,085
	L1 T	207,667	Média±SD	0,189 ± 0,142	2101,188 ± 372,347	1891,685 ± 364,932	2408,026 ± 372,464	510,690 ± 54,250	0,100 ± 0,051		
			Mediana	0,144	2100,000	1870,000	2390,000	510,000	0,091		
	L2 T	202,000	Média ± SD	0,206 ± 0,161	2112,459 ± 369,056	1903,498 ± 365,102	2419,884 ± 373,202	510,017 ± 75,136	0,093 ± 0,039		
			Mediana	0,154	2100,000	1870,000	2390,000	510,000	0,085		
	L3 T	134,667	Média±SD	0,298 ± 0,161	2097,871 ± 285,867	1894,356 ± 287,604	2394,505 ± 285,959	493,391 ± 24,740	0,150 ± 0,073		
			Mediana	0,245	2060,000	1870,000	2340,000	510,000	0,160		
	L4 T	180,333	Média ± SD	0,207 ± 0,168	2052,070 ± 353,482	1846,506 ± 351,919	2351,442 ± 353,014	498,244 ± 32,797	0,128 ± 0,079		
			Mediana	0,144	2060,000	1820,000	2340,000	510,000	0,101		
	L5 T	207,000	Média±SD	0,194 ± 0,139	2189,887 ± 417,471	1969,404 ± 422,927	2505,169 ± 423,799	529,533 ± 196,082	0,096 ± 0,045		
			Mediana	0,165	2200,000	1960,000	2530,000	510,000	0,091		
	L8 T	221,000	Média ± SD	0,178 ± 0,128	2282,866 ± 43,969	2074,238± 416,414	2591,463 ± 415,188	511,056 ± 758,672	0,093 ± 0,046		
			Mediana	0,128	2290,000	2060,000	2570,000	510,000	0,085		
	L9 T	209,333	Média±SD	0,198 ± 0,160	2117,707 ± 419,830	1908,838 ± 418,749	2422,182 ± 423,452	507,182 ± 52,663	0,088 ± 0,033		
			Mediana	0,160	2060,000	1845,000	2340,000	510,000	0,080		
	L10 T	230,000	Média ± SD	0,165 ± 0,126	2276,957 ± 485,566	2071,739 ± 476,835	2583,478 ± 485,216	505,493 ± 44,436	0,096 ± 0,041		
			Mediana	0,128	2315,000	2100,000	2620,000	510,000	0,086		
	Total Estação	Média ± SD	199,000 ± 29,730	Média ± SD	0,199 ± 0,149	2161,93 ± 408,294	1952,008 ± 406,285	2467,282 ± 410,739	509,020 ± 86,501	0,103 ± 0,054	
Mediana		207,333	Mediana	0,160	2150,000	1920,000	2430,000	510,000	0,091		

Total das Estações	Média ± SD	203,056 ± 26,212	Média ± SD	0,199 ± 0,154	2196,989 ± 433,890	1986,065 ± 431,739	2507,744 ± 437,414	515,472 ± 108,168	0,098 ± 0,066
	Mediana	205,667	Mediana	0,16	2150	1960	2480	510	0,086

Anexo 3. *Outputs* do software estatístico SPSS, (v. 14; SPSS Inc., Chicago, IL), utilizados nas análises estatísticas.

Tabela 1. Teste *Sample Kolmogorov-Smirnov* para averiguar a normalidade das variáveis dependentes (duração das sílabas, intervalo entre sílabas, número de sílabas, frequência máxima, frequência mínima, frequência máxima energia e *bandwidth*) a partir da base completa (N=14617).

		Duração	Peak	Fmin	Fmax	Gama	Intervalo	N sílabas
N		14617	14617	14617	14617	14617	14585	14617
Normal Parameters(a,b)	Mean	,19872	2196,989 1	1986,064 9	2507,743 7	515,4724	,09814	106,7727
	Std. Deviation	,153562	433,8901 1	431,7389 1	437,4135 5	108,1684 2	,066221	20,08680
Most Extreme Differences	Absolute	,110	,057	,055	,054	,392	,151	,058
	Positive	,110	,057	,055	,054	,392	,127	,058
	Negative	-,103	-,040	-,042	-,041	-,290	-,151	-,043
Kolmogorov-Smirnov Z		13,348	6,925	6,595	6,497	47,406	18,178	7,060
Asymp. Sig. (2-tailed)		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000

a Test distribution is not Normal.

b Calculated from data.

Tabela 2. Teste *Sample Kolmogorov-Smirnov* para averiguar a normalidade das variáveis dependentes (duração das sílabas, intervalo entre sílabas, número de sílabas, frequência máxima, frequência mínima, frequência máxima energia e *bandwidth*) a partir da selecção aleatória duma linha por indivíduo em estudo (N=24).

		Duração	PeakF	Fmin	Fmax	Bandwidth	Intervalo	N_Silabas
N		24	24	24	24	24	24	24
Normal Parameters(a,b)	Mean	,19775	2150,4167	1948,3333	2462,0833	507,5000	,09929	108,1250
	Std. Deviation	,159185	445,32820	449,98229	461,34943	33,26442	,053825	21,89960
Most Extreme Differences	Absolute	,223	,131	,120	,142	,345	,174	,105
	Positive	,223	,131	,120	,142	,345	,174	,075
	Negative	-,127	-,123	-,098	-,100	-,322	-,127	-,105
Kolmogorov-Smirnov Z		1,091	,640	,590	,694	1,690	,853	,512
Asymp. Sig. (2-tailed)		,185	,808	,877	,722	,007	,461	,956

a Test distribution is Normal except *Bandwidth*

b Calculated from data.

Tabela 3 a 5. Regressão linear simples da duração das sílabas em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,098(a)	,010	-,035	,161972	2,283

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Duração das sílabas

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	Df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,006	1	,006	,215	,647(a)
	Residual	,577	22	,026		
	Total	,583	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Duração das sílabas

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	,259	,135		1,911	,069		
	Alt_terr	-4,13E-005	,000	-,098	-,464	,647	1,000	1,000

a Dependent Variable: Duração das sílabas

Tabela 6 a 8. Regressão linear simples do intervalo entre sílabas em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,083(a)	,007	-,038	,054844	1,900

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Intervalo entre sílabas

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	Df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,000	1	,000	,154	,699(a)
	Residual	,066	22	,003		
	Total	,067	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Intervalo entre sílabas

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	,082	,046		1,786	,088		
	Alt_terr	1,18E-005	,000	,083	,392	,699	1,000	1,000

a Dependent Variable: Intervalo entre sílabas

Tabela 9 a 11. Regressão linear simples do número de sílabas em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,152(a)	,023	-,021	22,13319	1,718

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Número de sílabas

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	253,307	1	253,307	,517	,480(a)
	Residual	10777,318	22	489,878		
	Total	11030,625	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Número de sílabas

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	121,024	18,499		6,542	,000		
	Alt_terr	-,009	,012	-,152	-,719	,480	1,000	1,000

a Dependent Variable: Número de sílabas

Tabela 12 a 14. Regressão linear simples da frequência de máxima energia em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,041(a)	,002	-,044	454,94579	2,824

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Frequência de máxima energia

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	7831,088	1	7831,088	,038	,848(a)
	Residual	4553464,746	22	206975,670		
	Total	4561295,833	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Frequência de máxima energia

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	2222,138	380,237		5,844	,000		
	Alt_terr	-,049	,250	-,041	-,195	,848	1,000	1,000

a Dependent Variable: Frequência de máxima energia

Tabela 15 a 17. Regressão linear simples da frequência máxima em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,050(a)	,002	-,043	471,13337	2,769

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Frequência máxima

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	12129,468	1	12129,468	,055	,817(a)
	Residual	4883266,365	22	221966,653		
	Total	4895395,833	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Frequência máxima

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	2551,344	393,766		6,479	,000		
	Alt_terr	-,061	,259	-,050	-,234	,817	1,000	1,000

a Dependent Variable: Frequência máxima

Tabela 18 a 20. Regressão linear simples da frequência mínima em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,060(a)	,004	-,042	459,27926	2,757

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Frequência mínima

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	16509,740	1	16509,740	,078	,782(a)
	Residual	4640623,593	22	210937,436		
	Total	4657133,333	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: Frequência mínima

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	2052,471	383,859		5,347	,000		
	Alt_terr	-,071	,252	-,060	-,280	,782	1,000	1,000

a Dependent Variable: Frequência mínima

Tabela 21 a 23. Regressão linear simples da duração das sílabas em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,078(a)	,006	-,039	,162271	2,250

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Duração das sílabas

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,004	1	,004	,134	,718(a)
	Residual	,579	22	,026		
	Total	,583	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Duração das sílabas

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	,222	,074		2,994	,007		
	Vento	-,012	,033	-,078	-,366	,718	1,000	1,000

a Dependent Variable: Duração das sílabas

Tabela 24 a 26. Regressão linear simples do intervalo entre sílabas em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,227(a)	,051	,008	,053603	1,932

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Intervalo entre sílabas

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,003	1	,003	1,191	,287(a)
	Residual	,063	22	,003		
	Total	,067	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Intervalo entre sílabas

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	,123	,024		5,029	,000		
	Vento	-,012	,011	-,227	-1,091	,287	1,000	1,000

a Dependent Variable: Intervalo entre sílabas

Tabela 27 a 29. Regressão linear simples do número de sílabas em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,101(a)	,010	-,035	22,27720	1,661

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Número de sílabas

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	112,609	1	112,609	,227	,639(a)
	Residual	10918,016	22	496,273		
	Total	11030,625	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Número de sílabas

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	103,786	10,182		10,193	,000		
	Vento	2,170	4,555	,101	,476	,639	1,000	1,000

a Dependent Variable: Número de sílabas

Tabela 30 a 32. Regressão linear simples da frequência de máxima energia em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,095(a)	,009	-,036	453,29537	2,819

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Frequência de máxima energia

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	40808,696	1	40808,696	,199	,660(a)
	Residual	4520487,138	22	205476,688		
	Total	4561295,833	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Frequência de máxima energia

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	2067,808	207,177		9,981	,000		
	Vento	41,304	92,683	,095	,446	,660	1,000	1,000

a Dependent Variable: Frequência de máxima energia

Tabela 33 a 35. Regressão linear simples da frequência máxima em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,113(a)	,013	-,032	468,67587	2,769

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Frequência máxima

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	62940,176	1	62940,176	,287	,598(a)
	Residual	4832455,658	22	219657,075		
	Total	4895395,833	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Frequência máxima

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	2359,491	214,206		11,015	,000		
	Vento	51,296	95,828	,113	,535	,598	1,000	1,000

a Dependent Variable: Frequência de máxima energia

Tabela 36 a 38. Regressão linear simples da frequência mínima em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,102(a)	,010	-,034	457,67597	2,746

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Frequência mínima

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	48852,885	1	48852,885	,233	,634(a)
	Residual	4608280,449	22	209467,293		
	Total	4657133,333	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: Frequência mínima

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	1857,949	209,179		8,882	,000		
	Vento	45,192	93,579	,102	,483	,634	1,000	1,000

a Dependent Variable: Frequência mínima

Tabela 39 a 44. Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis de tempo (duração das sílabas, intervalo entre sílabas, número de sílabas).

Model Summary

Dimension	Cronbach's Alpha	Variance Accounted For	
		Total (Eigenvalue)	% of Variance
1	,647	1,758	58,606
2	,097	1,069	35,648
Total	,970(a)	2,828	94,254

a Total Cronbach's Alpha is based on the total Eigenvalue.

Variance Accounted For

	Centroid Coordinates			Total (Vector Coordinates)		
	Dimension		Mean	Dimension		Total
	1	2		1	2	
Intervalo	,494	,652	,573	,395	,562	,957
N_silabas	1,000	1,000	1,000	,446	,507	,953
Duração	,930	,098	,514	,918	,000	,918
Active Total	2,424	1,750	2,087	1,758	1,069	2,828
% of Variance	80,793	58,328	69,561	58,606	35,648	94,254

Correlations Original Variables

	Intervalo	N_silabas	Duração
Intervalo	1,000	-,091	,361
N_silabas	-,091	1,000	-,324
Duração	,361	-,324	1,000
Dimension	1	2	3
Eigenvalue	1,532	,910	,558

Correlations Transformed Variables

	Intervalo	N_silabas	Duração
Intervalo	1,000	,070	,546
N_silabas	,070	1,000	-,574
Duração	,546	-,574	1,000
Dimension	1	2	3
Eigenvalue	1,758	1,069	,172

Object Scores

Patamar_Alitudinal	Dimension	
	1	2
Inferior	-,228	1,883
Inferior	1,585	,274
Inferior	-1,848	-,759
Inferior	,195	-,715
Inferior	-,288	-1,664
Inferior	-,288	-1,664
Inferior	-,326	,198
Inferior	1,085	-,708
Intermédio	-2,252	-,051
Intermédio	-,728	,902
Intermédio	,846	-,710
Intermédio	1,192	,543
Intermédio	-,259	1,938
Intermédio	,040	-,444
Intermédio	-,326	,198
Intermédio	1,430	,545
Superior	,195	-,715
Superior	,040	-,444
Superior	1,639	,178
Superior	,695	,267
Superior	-1,766	,894
Superior	-,230	1,888
Superior	-,443	-1,393
Superior	,040	-,444

Variable Principal Normalization.

Component Loadings

	Dimension	
	1	2
Intervalo	,628	,750
N_silabas	-,668	,712
Duração	,958	,005

Variable Principal Normalization.

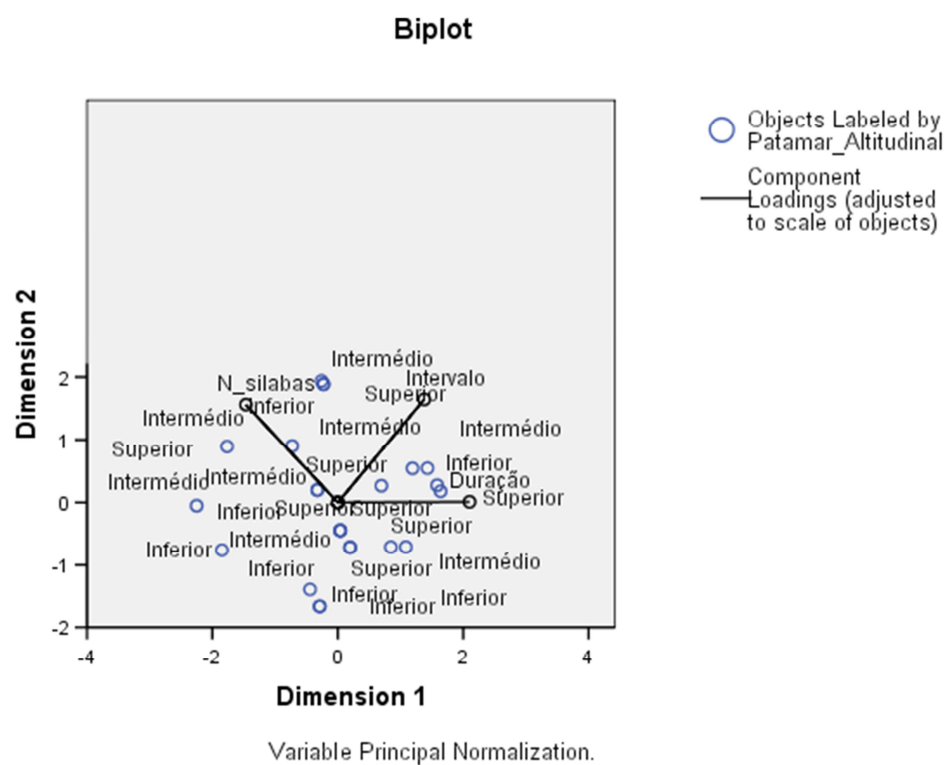


Figura 1. *Biplot* dos *objects scores* e *component loadings* obtido a partir da Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis de tempo.

Tabela 45 a 47. Regressão linear simples da primeira componente principal das variáveis de tempo (PC1_tempo) em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,025(a)	,001	-,045	1,04414	2,369

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: PC1_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,015	1	,015	,014	,908(a)
	Residual	23,985	22	1,090		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-,099	,873		-,114	,910		
	Alt_terr	6,74E-005	,001	,025	,118	,908	1,000	1,000

a Dependent Variable: PC1_Tempo

Tabela 48 a 50. Regressão linear simples da segunda componente principal das variáveis de tempo (PC2_tempo) em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,031(a)	,001	-,044	1,04396	1,576

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: PC2_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,023	1	,023	,021	,885(a)
	Residual	23,977	22	1,090		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: PC2_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-,123	,873		-,141	,889		
	Alt_terr	8,37E-005	,001	,031	,146	,885	1,000	1,000

a Dependent Variable: PC2_Tempo

Tabela 51 a 53. Regressão linear simples da primeira componente principal das variáveis de tempo (PC1_tempo) em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,050(a)	,003	-,043	1,04316	2,344

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: PC1_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,060	1	,060	,055	,816(a)
	Residual	23,940	22	1,088		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	,100	,477		,210	,835		
	Velocidade_do_vento	-,050	,213	-,050	,235	,816	1,000	1,000

a Dependent Variable: PC1_Tempo

Tabela 54 a 56. Regressão linear simples da segunda componente principal das variáveis de tempo (PC2_tempo) em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,119(a)	,014	-,031	1,03701	1,594

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: PC2_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,342	1	,342	,318	,579(a)
	Residual	23,658	22	1,075		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: PC2_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	,239	,474		,504	,619		
	Velocidade_do_vento	-,119	,212	-,119	-,564	,579	1,000	1,000

a Dependent Variable: PC2_Tempo

Tabela 57 a 60. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de tempo (PC1_tempo) em função das variáveis abióticas (temperatura, velocidade do vento, humidade relativa e altitude dos territórios).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	temperatura, Alt_terr, vento, humidade(a)	Pressão atmosférica	Enter

a All requested variables entered except, Pressão atmosférica

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,375(a)	,140	-,041	1,04205	2,392

a Predictors: (Constant), Velocidade_do_vento, Humidade, Altitude, Temperatura

b Dependent Variable: PC1_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	3,439	5	,688	,602	,699(a)
	Residual	20,561	18	1,142		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), temperatura, Alt_terr, vento, humidade

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	T	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-3,647	2,593		-1,407	,176		
	Temperatura	,092	,083	,384	1,107	,282	,376	2,659
	Altitude	,000	,001	,096	,385	,705	,734	1,363
	Humidade	,032	,018	,568	1,718	,102	,414	2,413
	Velocidade_do_vento	-,146	,260	-,146	-,561	,581	,672	1,488

a Dependent Variable: PC1_Tempo

Tabela 61 a 64. Regressão linear múltipla da segunda componente principal das variáveis de tempo (PC2_tempo) em função das variáveis abióticas (temperatura, velocidade do vento, humidade e altitude e altitude dos territórios).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	temperatura, Alt_terr, vento, humidade (a)	Pressão atmosférica	Enter

a All requested variables entered except, Pressão atmosférica

b Dependent Variable: PC2_Tempo

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,399(a)	,160	-,017	1,03038	1,761

a Predictors: (Constant), Velocidade_do_vento, Humidade, Altitude, Temperatura

b Dependent Variable: PC2_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	8,078	5	1,616	1,826	,158(a)
	Residual	15,922	18	,885		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), temperatura, Alt_terr, vento, humidade

b Dependent Variable: PC2_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	T	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	2,675	2,564		1,043	,310		
	Temperatura	-,123	,082	-,513	1,496	,151	,376	2,659
	Altitude	6,06E-005	,001	,023	,092	,928	,734	1,363
	Humidade	-,008	,018	-,140	-,428	,673	,414	2,413
	Velocidade_do_vento	-,309	,257	-,309	-,120	,243	,672	1,488

a Dependent Variable: PC2_Tempo

Tabela 65 a 68. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de tempo (PC1_tempo) em função das características do habitat preferencial (estrutura da vegetação e tipo de habitat).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	Habitat, Estrut_veg (a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,073(a)	,005	-,089	1,06620	2,349

a Predictors: (Constant), Estrut_veg, Habitat

b Dependent Variable: PC1_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,128	2	,064	,056	,946(a)
	Residual	23,872	21	1,137		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Habitat, Estrut_veg

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-2,778	9,557		-,291	,774		
	Habitat	-,012	,079	-,045	-,152	,881	,536	1,865
	Estrut_veg	,047	,146	,096	,322	,751	,536	1,865

a Dependent Variable: PC1_Tempo

Tabela 69 a 72. Regressão linear múltipla da segunda componente principal das variáveis de tempo (PC2_tempo) em função das características do habitat preferencial (estrutura da vegetação e tipo de habitat).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	Habitat, Estrut_veg (a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: PC2_Tempo

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,235(a)	,055	-,035	1,03916	1,635

a Predictors: (Constant), Estrut_veg, Habitat

b Dependent Variable: PC2_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	1,323	2	,662	,613	,551(a)
	Residual	22,677	21	1,080		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Habitat, Estrut_veg

b Dependent Variable: Object scores dimension 2

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-8,186	9,315		-,879	,389		
	Habitat	,055	,077	,207	,716	,482	,536	1,865
	Estrut_veg	,019	,142	,038	,131	,897	,536	1,865

a Dependent Variable: PC2_Tempo

Tabela 73 a 76. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de tempo (PC1_tempo) em função da perturbação (tipo e grau de perturbação).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	G_pert, T_pert(a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,133(a)	,018	-,076	1,05958	2,232

a Predictors: (Constant), G_pert, T_pert

b Dependent Variable: PC1_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,423	2	,211	,188	,830(a)
	Residual	23,577	21	1,123		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), G_pert, T_pert

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-,090	,928		-,097	,924		
	T_pert	,014	,023	,213	,613	,546	,389	2,573
	G_pert	-,253	,548	-,160	-,461	,649	,389	2,573

a Dependent Variable: PC1_Tempo

Tabela 77 a 80. Regressão linear múltipla da segunda componente principal das variáveis de tempo (PC2_tempo) em função da perturbação (tipo e grau de perturbação).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	G_pert, T_pert(a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: Object scores dimension 2

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,279(a)	,078	-,010	1,02660	1,729

a Predictors: (Constant), G_pert, T_pert

b Dependent Variable: PC2_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	1,868	2	,934	,886	,427(a)
	Residual	22,132	21	1,054		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), G_pert, T_pert

b Dependent Variable: PC2_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-1,132	,899		-1,259	,222		
	T_pert	-,004	,023	-,053	-,158	,876	,389	2,573
	G_pert	,503	,531	,319	,948	,354	,389	2,573

a Dependent Variable: PC2_Tempo

Tabela 81 a 84. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de tempo (PC1_tempo) em função dos potenciais competidores (número de Laverças macho com territórios limítrofes, número de Laverças macho a cantar simultaneamente e número de machos de outras espécies a cantar simultaneamente).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	N_viz, outras_sp, Viz_cantar (a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,180(a)	,032	-,113	1,07751	2,491

a Predictors: (Constant), N_viz, outras_sp, Viz_cantar

b Dependent Variable: PC1_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,779	3	,260	,224	,879(a)
	Residual	23,221	20	1,161		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), N_viz, outras_sp, Viz_cantar

b Dependent Variable: PC1_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-36,626	88,542		-,414	,684		
	Viz_cantar	-,142	,505	-,067	-,280	,782	,853	1,172
	outras_sp	,680	1,121	,136	,607	,551	,964	1,037
	N_viz	-,077	,184	-,099	-,419	,679	,869	1,151

a Dependent Variable: PC1_Tempo

Tabela 85 a 88. Regressão linear múltipla da segunda componente principal das variáveis de tempo (PC2_tempo) em função dos potenciais competidores (número de Laverças macho com territórios limítrofes, número de Laverças macho a cantar simultaneamente e número de machos de outras espécies a cantar simultaneamente).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	N_viz, outras_sp, Viz_cantar (a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: PC2

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,612(a)	,375	,281	,86632	1,400

a Predictors: (Constant), N_viz, outras_sp, Viz_cantar

b Dependent Variable: PC2_Tempo

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	8,990	3	2,997	3,993	,022(a)
	Residual	15,010	20	,751		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), N_viz, outras_sp, Viz_cantar

b Dependent Variable: PC2_Tempo

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	176,524	71,188		2,480	,022		
	Viz_cantar	-1,257	,406	-,593	-3,096	,006	,853	1,172
	outras_sp	-1,382	,901	-,276	-1,533	,141	,964	1,037
	N_viz	-,009	,148	-,011	-,059	,954	,869	1,151

a Dependent Variable: PC2_Tempo

Tabela 89 a 94. Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis de frequência (frequência máxima, frequência mínima, frequência máxima energia e *bandwidth*).

Model Summary

Dimension	Cronbach's Alpha	Variance Accounted For	
		Total (Eigenvalue)	% of Variance
1	,908	3,133	78,330
2	-,205	,867	21,668
Total	1,000(a)	4,000	99,998

a Total Cronbach's Alpha is based on the total Eigenvalue

Variance Accounted For

	Centroid Coordinates			Total (Vector Coordinates)		
	Dimension		Mean	Dimension		Total
	1	2		1	2	
Peak	,998	,818	,908	,988	,012	1,000
Fmin	,996	,845	,920	,972	,028	1,000
Fmax	,997	,766	,881	,986	,014	1,000
Bandwidth	,291	,837	,564	,187	,813	1,000
Active Total	3,281	3,266	3,274	3,133	,867	4,000
% of Variance	82,034	81,657	81,846	78,330	21,668	99,998

Correlations Original Variables

	Peak	Fmin	Fmax	Bandwidth
Peak	1,000	,997	,997	,297
Fmin	,997	1,000	,998	,276
Fmax	,997	,998	1,000	,339
Bandwidth	,297	,276	,339	1,000
Dimension	1	2	3	4
Eigenvalue	3,125	,872	,003	,000

Correlations Transformed Variables

	Peak	Fmin	Fmax	Bandwidth
Peak	1,000	,998	1,000	,331
Fmin	,998	1,000	,999	,275
Fmax	1,000	,999	1,000	,325
Bandwidth	,331	,275	,325	1,000
Dimension	1	2	3	4
Eigenvalue	3,133	,867	,000	,000

Object Scores

Patamar_Altitudinal	Dimension	
	1	2
Inferior	1,121	1,252
Inferior	-1,292	-,998
Inferior	1,749	-,754
Inferior	,244	-1,733
Inferior	-,845	,490
Inferior	,495	-,153
Inferior	-,681	-1,291
Inferior	-1,679	,890
Intermédio	2,387	2,007
Intermédio	-1,010	,569
Intermédio	,268	-,044
Intermédio	-1,026	-1,125
Intermédio	-1,122	,623
Intermédio	,943	-,368
Intermédio	,740	-,270
Intermédio	-,162	,162
Superior	,472	-,142
Superior	,139	,018
Superior	,407	-,110
Superior	-,845	,490
Superior	,740	-,270
Superior	,221	-1,722
Superior	-1,195	2,362
Superior	-,069	,118

Variable Principal Normalization.

Component Loadings

	Dimension	
	1	2
Peak	,994	-,109
Fmin	,986	-,168
Fmax	,993	-,116
Bandwidth	,432	,902

Variable Principal Normalization.

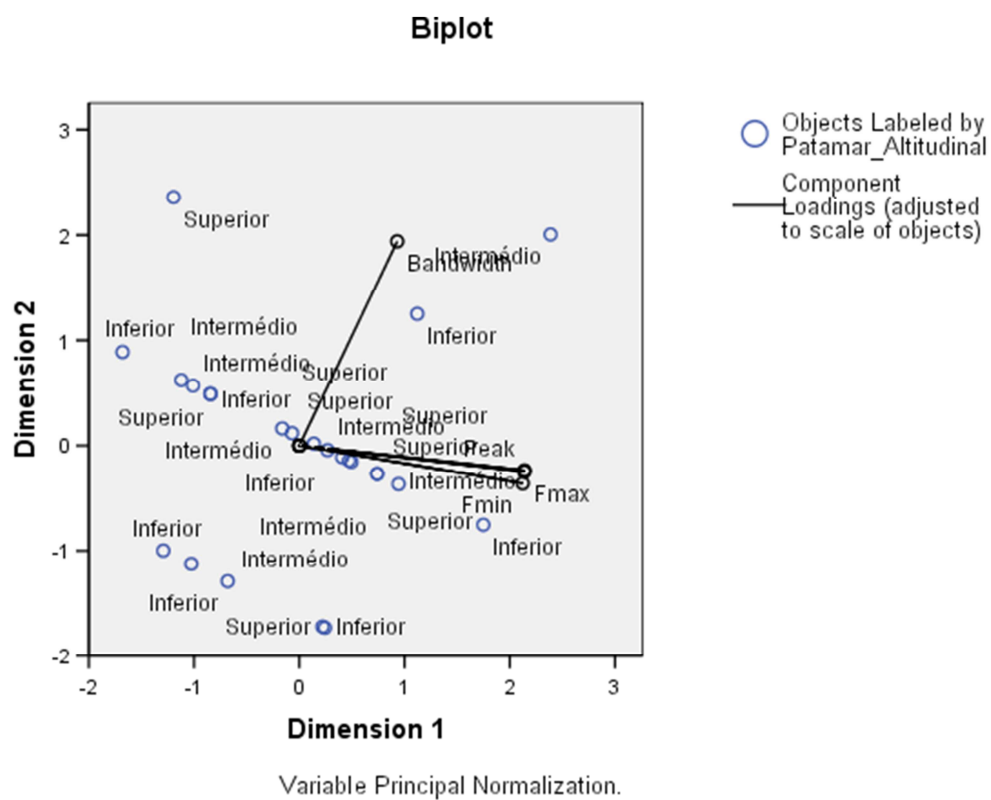


Figura 2. *Biplot* dos *objects scores* e *component loadings* obtido a partir da Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis de frequência.

Tabela 95 a 97. Regressão linear simples da primeira componente principal das variáveis de frequência (PC1_frequência) em função da altitude.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,028(a)	,001	-,045	1,04405	2,816

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: PC1_Frequência

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,019	1	,019	,017	,896(a)
	Residual	23,981	22	1,090		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Altitude do território

b Dependent Variable: PC1_Frequência

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	,111	,873		,128	,900		
	Altitude	-7,55E-005	,001	-,028	-,132	,896	1,000	1,000

a Dependent Variable: PC1_Frequência

Tabela 98 a 100. Regressão linear simples da primeira componente principal das variáveis de frequência (PC1_frequência) em função da velocidade do vento.

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,124(a)	,015	-,029	1,03644	2,831

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: PC1_Frequência

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,368	1	,368	,342	,565(a)
	Residual	23,632	22	1,074		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Velocidade do vento

b Dependent Variable: PC1_Frequência

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-,248	,474		-,523	,606		
	Velocidade_do_vento	,124	,212	,124	,585	,565	1,000	1,000

a Dependent Variable: PC1_Frequência

Tabela 101 a 104. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de frequência (PC1_frequência) em função das variáveis abióticas (temperatura, velocidade do vento, humidade e altitude).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	temperatura, Alt_terr, vento, humidade(a)	Pressão atmosférica.	Enter

a All requested variables entered except, Pressão atmosférica

b Dependent Variable: PC1_Freq

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,325(a)	,105	-,083	1,06306	2,873

a Predictors: (Constant), Altitude, Humidade, Velocidade_do_vento, Temperatura

b Dependent Variable: PC1_Freq

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	2,528	5	,506	,424	,826(a)
	Residual	21,472	18	1,193		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), temperatura, Alt_terr, vento, humidade

b Dependent Variable: PC1_Freq

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	T	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	3,182	2,645		1,203	,244		
	Velocidade_do_vento	,199	,265	,199	,751	,462	,672	1,488
	Temperatura	-,090	,085	-,374	1,058	,303	,376	2,659
	Humidade	-,024	,019	-,434	1,289	,213	,414	2,413
	Altitude	,000	,001	-,154	-,608	,550	,734	1,363

a Dependent Variable: PC1_Freq

Tabela 105 a 108. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de frequência (PC1_frequência) em função das características do habitat preferencial (estrutura da vegetação e tipo de habitat).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	Habitat, Estrut_veg (a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: PC1_Freq

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,214(a)	,046	-,045	1,04437	2,768

a Predictors: (Constant), Habitat, Estrut_veg

b Dependent Variable: PC1_Freq

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	1,095	2	,548	,502	,612(a)
	Residual	22,905	21	1,091		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), Habitat, Estrut_veg

b Dependent Variable: PC1_Freq

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	2,554	9,361		,273	,788		
	Estrut_veg	-,126	,143	-,257	-,881	,388	,536	1,865
	Habitat	,073	,077	,276	,949	,353	,536	1,865

a Dependent Variable: PC1_Freq

Tabela 109 a 112. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de frequência (PC1_frequência) em função da perturbação (tipo e grau de perturbação).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	G_pert, T_pert(a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: PC1_Freq

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,172(a)	,030	-,063	1,05312	2,862

a Predictors: (Constant), G_pert, T_pert

b Dependent Variable: PC1_Freq

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	,710	2	,355	,320	,730(a)
	Residual	23,290	21	1,109		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), G_pert, T_pert

b Dependent Variable: PC1_Freq

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-,117	,922		-,127	,900		
	T_pert	-,018	,023	-,265	-,769	,451	,389	2,573
	G_pert	,402	,544	,255	,739	,468	,389	2,573

a Dependent Variable: PC1_Freq

Tabela 113 a 116. Regressão linear múltipla da primeira componente principal das variáveis de frequência (PC1_frequência) em função dos potenciais competidores (número de Laverca macho com territórios limítrofes, número de Laverca macho a cantar simultaneamente e número de machos de outras espécies a cantar simultaneamente).

Variables Entered/Removed(b)

Model	Variables Entered	Variables Removed	Method
1	N_viz, outras_sp, Viz_cantar (a)	.	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: Object scores dimension 1

Model Summary(b)

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate	Durbin-Watson
1	,258(a)	,066	-,074	1,05848	2,620

a Predictors: (Constant), N_viz, outras_sp, Viz_cantar

b Dependent Variable: PC1_Freq

ANOVA(b)

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	1,592	3	,531	,474	,704(a)
	Residual	22,408	20	1,120		
	Total	24,000	23			

a Predictors: (Constant), N_viz, outras_sp, Viz_cantar

b Dependent Variable: PC1_Freq

Coefficients(a)

Model		Unstandardized Coefficients		Standardized Coefficients	t	Sig.	Collinearity Statistics	
		B	Std. Error	Beta			Tolerance	VIF
1	(Constant)	-72,387	86,978		-,832	,415		
	Viz_cantar	-,029	,496	-,014	-,058	,954	,853	1,172
	outras_sp	1,087	1,101	,217	,987	,335	,964	1,037
	N_viz	,112	,180	,143	,618	,543	,869	1,151

a Dependent Variable: PC1_Freq